SPIXIANA	5	1	69–99	München, 1. März 1982	ISSN 0341-8391

Zur Ökologie der temporären Süßwasserflachseen des Tafelbergs „Giara di Gesturi" auf Sardinien

Von **Josef Margraf** und **Brigitte Maass**

Institut für Zoologie der Universität Stuttgart-Hohenheim
und Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit

Abstract

Ecological Studies of the Temporary Shallow Freshwater Lakes on the "Giara di Gesturi" in Sardinia

During six month in 1978, the ecosystem of a temporary shallow freshwater lake on the Mediterranean island of Sardinia was investigated. The oligotrophic lake was found to be characterized by the North African plant community *Isoetum adspersi* Br.-Bl. and from a zoological point of view by the zoocoenosis around the tadpole shrimp *Lepidurus apus* Linne. This species was central to the investigation due to its representation of the whole biocoenosis and its little known biology. Laboratory experiments were conducted to demonstrate the revitalization of dry lake sediments and the influence of the shrimp population strains on the plant community. The differing ecophases during the seasons and the similarities of the temporary shallow lakes with rice field ecosystems are discussed.

1. Einleitung

Im Unterschied zu temporären Kleingewässern und Tümpeln, die zusammenfassend von Kramer (1964) für den mitteleuropäischen Raum umfassend beschrieben wurden, seien hier unter temporären Süßwasserflachseen periodisch oder in unregelmäßigen Abständen völlig austrocknende Großgewässer und Weiher verstanden, die eine deutliche, der Wassertiefe und dem Grad der Austrocknung bis an die tiefste Stelle folgende Vegetationszonierung aufweisen.

Solche, limnologisch erst seit wenigen Jahren stärker beachtete, ephemere Gewässer finden sich in unterschiedlichster Ausprägung hinsichtlich ihrer Biozönose und abiotischen Verhältnisse in allen Klimaregionen der Erde. Ökologische Untersuchungen sind bisher bekannt aus Neuseeland (Barclay 1966), Australien (Morton & Bayly 1977), Neu-Mexiko und Texas (Sublette & Sublette 1967), Lousiana (Moore 1970), West-Kanada (Hartland-Rowe 1966), Indien (Hutchinson 1937), Israel (Yaron 1964), dem Sudan (Rzoska 1961) und Nord-Afrika (Gauthier 1928). Gemeinsam sind allen untersuchten Gewässern sog. Cystobionten (Gelei et al. 1954), die sich dem astatischen Charakter ihres Lebensraums durch die Fähigkeit des Encystierens angepaßt haben.

Genauer faßt Kenk (1949) die Ruhestadien der Tierwelt astatischer Gewässer in folgende drei Gruppen zusammen: a) ruhende Eier; b) Cysten; c) eingegrabene Tiere. Ver-

vollständigt man diese Einteilung durch einerseits während der Trockenzeit auf andere Biotope ausweichende Tiere = ,,Fuganten" (z. B. *Natrix maura* L., *Hydrous piceus* L.) und durch andererseits Arten, die nur zufällig im Biotop auftauchen und die Trockenperiode nicht überleben können = ,,Occasionisten" (z. B. Fische), dann könnte als Überbegriff für die Organismen der gesamten Zoozönose – und m. E. auch der Phytozönose – das Wort ,,Saisonbionten" gewählt werden.

Auch die Pflanzen astatischer Gewässer haben unterschiedliche morphologische Anpassungsformen zur Überdauerung der Trockenphase ausgebildet. So zeichnet sich die Phytozönose solcher Lebensräume durch den überwiegenden Anteil an Therophyten (annuell, ausschließlich mit Hilfe von Samen überdauernd) und Kryptophyten (mit Rhizomen, Zwiebeln oder Knollen unter der Erdoberfläche überdauernd) aus (BRAUN-BLANQUET 1964).

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, an einem mediterranen Standort, für den bisher wertvolle Arbeiten vor allem über die Entomostracen astatischer Gewässer von LEPINEY (1961), STELLA et al. (1967), STELLA et MARGARITORA (1968), SCHACHTER et CHAMPEAU (1969), MARGARITORA (1970), CHAMPEAU (1970), STELLA et al. (1972), MARGARITORA et al. (1975) bekannt sind, zunächst Freilanduntersuchungen zur Aufklärung qualitativer ökologischer Zusammenhänge in einem temporären Süßwasserflachsee über einen längeren Zeitraum (Februar bis Juli 1978) durchzuführen. Dafür boten sich die Gewässer auf der im zentralen Süden Sardiniens gelegenen ,,Giara di Gesturi" an, da sie aufgrund der Unzugänglichkeit dieses Tafelbergs von Menschen nahezu unbeeinflußt geblieben sind.

Anschließende Aufgußversuche zur Wiederbelebung der trockengefallenen Seeböden dienten der Erhärtung im Freiland gewonnener Ergebnisse und sollten Aufschluß über die Populationsentstehung von *Lepidurus apus* L. und dessen Einfluß auf die Biozönose geben.

Pflanzensoziologisch haben BRAUN-BLANQUET (1951) und MOOR (1936; 1937) die mediterranen und mitteleuropäischen temporären Gewässer aufgrund des Vorkommens mehrerer Arten der Gattung *Isoetes* in verschiedene Verbände der Ordnung *Isoetetalia* untergliedert. In vergleichbarer Weise können zur zoologischen Charakterisierung Euphyllopoden herangezogen werden (BRAUER 1891). Unter ihnen sind die Triopsiden, die sich in die beiden Gattungen *Triops* und *Lepidurus* aufspalten (LONGHURST 1955), zweifellos die auffälligsten; dennoch ist über ihre Biologie noch wenig bekannt.

Während besonders die Art *Triops cancriformis* (Bosc) vor allem von HEMPEL-ZAWITKOWSKA (1967) durch Schlupfversuche autökologisch gut untersucht ist, fehlen für *Lepidurus apus* L. mit Ausnahme der Arbeiten von BRASWELL (1967) und CHAIGNEAU (1959) noch vergleichbare Daten.

Umfassende Freilanduntersuchungen an Triopsiden sind bisher nur aus japanischen Reisfeldern, wo sie zur biologischen Unkrautbekämpfung eingesetzt werden, bekannt (KATAYAMA et al. 1974; MATSUNAKA 1976; TAKAHASHI 1977a). Deshalb wurde der Autökologie von *Lepidurus apus* L., der im Untersuchungsgebiet eine hohe Populationsdichte erreicht, besondere Beachtung geschenkt und die Art als ,,Leitorganismus" ins Zentrum der Untersuchungen gestellt.

Kurz vor Fertigstellung der vorliegenden Arbeit erschien der Monographische Beitrag von WIGGINS, G. B., R. J. MACKAY und I. M. SMITH, 1980: Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. – Arch. Hydrobiol./Suppl. 58 (1/2): 97–206.

Sie konnte zwar nicht mehr in die vorliegenden Ausarbeitungen eingebracht werden, doch sei sie an dieser Stelle gesondert erwähnt, da sie wertvolle ergänzende Gedanken zur Ökologie temporärer Gewässer enthält.

Für vielseitige hilfreiche Unterstützung und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes an seinem Institut möchten wir Herrn Prof. Dr. H. Rahmann (Lehrstuhl f. Allg. u. Spez. Zoologie, Stuttgart-Hohenheim) herzlich danken, ohne dessen dauernde Förderung die Durchführung der Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Unser besonderer Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. H. Walter (Stgt.-Hohenheim), der die Arbeit aus botanisch-ökologischer Sicht betreute und Herrn Dr. J. Reichholf (Zool. Staatssammlung, München), der mir für den zoologisch-ökologischen Teil hilfreich zur Seite stand.

Herrn Dr. H. Schmalfuß (Staatl. Museum f. Naturkunde, Ludwigsburg) danken wir für die praktische Einführung in die Ökologie mediterraner Inseln. Ebenso bin ich Herrn Dr. E. Götz (Inst. f. Botanik, Stgt.-Hohenheim) dankbar für pflanzensoziologische Unterweisungen an sizilianischen Standorten und für Hilfen beim Bestimmen der mediterranen Pflanzenarten.

Weitere Bestimmungshilfen gaben Frau Prof. Dr. E. Stella (Ist. di Zool., Roma) für die Calanoiden, Frau Dr. G. Mura (Ist. di Zool., Roma) für die Anostraken, Herr Dr. M. Rybecky (Slovenske nar. muzeum, Bratislava) für die Ostracoden, Herr Dr. K. Dettner (Inst. f. Zool., Aachen) für die aquatilen Coleopteren und Herr Dr. H. Streble (Inst. f. Zool., Stgt.-Hohenheim) für die Mikroorganismen im allgemeinen, wofür wir herzlich danken.

Die Bodenanalysen übernahm dankenswerterweise die Landesanstalt für Landw. Chemie, Stgt.-Hohenheim (Dr. R. Schmid). Für wertvolle Diskussionen danke ich den Herren Dr. P. Bühler, Dr. G. Schubert (beide Inst. f. Zool., Stgt.-Hohenheim) und Herrn Dr. K. Lauterbach (Inst. f. Zool., Univ. Bielefeld).

Am Untersuchungsort erwies sich die Zusammenarbeit mit Herrn Prof. Dr. R. Stefani (Ist. di Zool. e Anat. Comp., Cagliari) und Herrn Dr. H. Schenk (WWF-Sardinien) als sehr fruchtbar.

Besonderer Dank gilt Herrn N. Kempf, für seine freundschaftliche Hilfe während mehrerer Wochen der Untersuchungszeit in Sardinien.

Herrn H. Pöschel danken wir für seine wertvollen Ratschläge bei der zeichnerischen Darstellung des Ökophasen-Modells. Nicht zuletzt möchten wir besonders herzlich den Bewohnern des Dorfes Gesturi und den Hirten der Umgebung, die uns mit großer Gastfreundschaft aufnahmen, danken.

2. Ort der Untersuchungen

Untersuchungsort war der Bereich des Flachsees ,,Pauli Perdosu" auf der ,,Giara di Gesturi", einem durchschnittlich 520 m üNN hohen, unbewohnten Tafelberg im zentralen Süden Sardiniens (Abb. 1a, b). Seine ebene, bis zu 30 m mächtige, pliozänische Basaltdecke (Lauro 1937) erreicht in ihrer größten Ausdehnung 15×5 km. Zwei, 9 km voneinander entfernt liegende, vulkanische Aufwürfe überragen sie: Im Westen der ,,Zeppara Manna" (580 m üNN), im Osten der ,,M. Zeparedda" (609 m üNN).

Abweichend von der potentiellen natürlichen Vegetation, die einen Mischwald aus Flaumeiche *(Quercus pubescens* L.) und Korkeiche *(Quercus suber* L.) sowie der am Abhang der Giara hinzukommenden Steineiche *(Quercus ilex* L.) bilden würde (Sanfilippo 1975), gliedert sich die stark von Überweidung und Abholzung geprägte reale Vegetation grob in folgende Zonen:

1. Korkeichenwald *(Quercion ilici* Br.-Bl.): meist lichter, 20–25jähriger Korkeichenbestand, auffallendes, mit der Beweidung zusammenhängendes Fehlen von Jungbäumen;



Abb. 1: Geographische Lage des Untersuchungsgebietes
a) Sardinien, ,,Giara di Gesturi"
b) Lage der Flachseen auf der ,,Giara di Gesturi"
(Randschraffur kennzeichnet den Steilabfall der Basaltdecke); untersuchter See umrahmt.

2. Macchie *(Cistion ladaniferi* Br.-Bl.): mit *Cistus monspeliensis* L. an den trockeneren und *Myrtus communis* L. an den feuchteren Standorten;
3. Aphodill-Fluren (mit *Asphodelus ramosus* L.): an Rodungs- und Brandstellen;
4. Temporäre Flachseen *(Isoetion* Br.-Bl.): in Geländedepressionen.

Nutzungsformen, welche die natürliche Vegetation auf einen Randsaum um die Giara (Melis 1975/76) zurückgedrängt haben, sind Brenn- und Bauholzgewinnung und übermäßiger Weidebetrieb: Nach Auskunft von Hirten und des Bürgermeisters von Gesturi weiden auf der gesamten Hochfläche während des ganzen Jahres ca. 1200 Ziegen, 200 Schafe, 200 Rinder und 100 Schweine, zu denen im Winter (von Oktober bis April) weitere 1000 Schafe und 1500 Schweine, die im Sommer im Tal gehütet werden, hinzukommen.

Daneben sei als Besonderheit eine kleinwüchsige, schwarze Pferderasse erwähnt, die in einer Populationsstärke von gegenwärtig nur noch ca. 300 Tieren verwildert ausschließlich auf der Hochfläche lebt (MANUNTA & CANCEDDA 1974). Während der Hälfte des Jahres ernähren sich die Pferde hauptsächlich von den Sumpfpflanzen (vor allem *Glyceria plicata* [Fries]) in den flachen Gewässern und schalten sich dadurch stark in den Energiefluß der Flachseen ein. Diese antike Rasse ist durch Einkreuzen hochwüchsiger Nutzpferde und durch Wilddiebe stark gefährdet.

Unter den 27 größten Geländedepressionen unterschiedlicher Ausdehnung (500 bis 200000 m^2, Abb. 1b), in denen sich während der mediterranen Regenmonate (Oktober bis Mai) Flachseen mit durchschnittlich einem Meter Wassertiefe bilden und die je nach Größe zu unterschiedlichen Zeiten während des Sommers austrocknen, wurde für die vorliegenden Untersuchungen zur Ökologie eines temporären mediterranen Stillgewässers der „Pauli Perdosu“ ausgewählt, da dieser im Gegensatz zu den meisten übrigen Seen der Hochfläche gut überschaubar und zudem zu jeder Jahreszeit mit einem Geländewagen erreichbar ist.

3. Material und Methoden

3.1 Biotrop

3.1.1 Klima

Mittels eines im Halbschatten in 80 cm Bodenhöhe angebrachten Maximum-Minimum-Thermometers wurde die Lufttemperatur in der den See umgebenden Macchie gemessen und täglich abgelesen. Zum Auffangen der Niederschläge diente ein einfaches Gefäß mit einer trichterförmigen Auffangfläche von 220 cm^2, dessen Inhalt zur Vermeidung von Verdunstungsverlusten sofort nach Regenfällen ausgemessen wurde. Die Auswertung der so erhaltenen Daten erfolgte in Anlehnung an FADDA (1975/76), ARRIGONI (1968) und an Hand der von der Wetterstation des Flughafens Elmas freundlicherweise zur Verfügung gestellten Meßdaten desselben Zeitraums aus verschiedenen umliegenden Ortschaften.

3.1.2 Boden

Um die physikalisch-chemischen Standortbedingungen für die Primärproduzenten zu ermitteln, wurden während der Trockenphase kurz vor Beginn des herbstlichen Regens (Anfang Oktober 1978) an drei Standorten (Seemitte, Uferbereich, Macchie) in verschiedenen Horizonten Bodenproben gezogen, die bedingt durch den hohen Steingehalt sowie die Härte des Bodens bis zu einer maximalen Tiefe von 38 cm reichten. Nach zweistündiger Trocknung bei 100° C fand eine Untersuchung folgender Parameter nach Standardmethoden statt: Leicht oxidierbare organische Substanz (Naßoxidation mit Dichromat-Schwefelsäure nach LICHTERFELDE), pH ($CaCl_2$), Gesamtstickstoff (KJELDAHL), Gesamtkalium und Gesamtphosphat (CAL-Methode nach SCHÜLLER) sowie Korngrößenanalyse (Naßsiebung und Pipettmethode nach KÖHN).

3.1.3 Wasser

Um die tagesperiodischen Schwankungen einiger Wasserparameter zu umgehen, erfolgte die Entnahme von Wasserproben ausschließlich während der Mittagsstunden und

nur an sonnigen Tagen. An Ort und Stelle wurden in Abständen von 2 bis höchstens 4 Wochen mit Hilfe von Aquamerck-Reagenzien kolorimetrisch bestimmt: Sauerstoff (Winkler), Gesamt- und Karbonathärte (Titriplex 3), Nitrit (Sulfanilsäure und N-[Naphtyl-(1)-äthylendiammoniumdichlorid]) und Phosphat (Ammoniumheptamolybdat-Methode). Die niedrigste und höchste Wassertemperatur wurde täglich an einem Maximum-Minimum-Thermometer (Genauigkeit: ±0,5°C) abgelesen, das in 10 cm Wassertiefe, durch ein Dach vor direkter Sonneneinstrahlung geschützt, angebracht war. Die Ermittlung des Wasserstandes erfolgte täglich mit Hilfe einer in den Seeboden gesteckten Meßlatte (Genauigkeit: ±0,1 cm).

3.2 Biozönose

3.2.1 Vegetation

Zur Charakterisierung der Phytozönose des „Pauli Perdosu" wurden von März bis Juli 1978 in regelmäßigen Abständen alle Makrophyten gesammelt und nach Zangheri (1976), Fiori (1923–29), und Tutin (1964–76) bestimmt. Zusätzlich wurde während der beginnenden Austrocknung des Sees (Anfang Juni 1978) die Vegetationsstruktur des gesamten Seeareals erhoben und ausgewertet. Die Vegetationsaufnahme erfolgte in Anlehnung an die Braun-Blanquet'sche Methode (Braun-Blanquet 1964), jedoch wurden die Deckungsgrade über 1% nicht in Klassen, sondern in der jeweils erhobenen Prozentzahl ausgedrückt.

3.2.2 Mikroorganismen

Zur Erhaltung quantifizierbarer Planktonausbeuten wurde in Abständen von 2 bis höchstens 4 Wochen ein Planktonnetz mit einem Öffnungsdurchmesser von 15 cm und der Gaze Nr. 18 (Maschenweite 40–70×40–100 µm) für jede Probe an 10 verschiedenen Stellen im See jeweils einen Meter weit durchs Wasser gezogen. Zur Vermeidung tagesperiodischer Schwankungen aufgrund von Vertikalwanderungen erfolgten die in 10 bis 20 cm Tiefe durchgeführten Probenentnahmen ausschließlich mittags und nur an sonnigen Tagen. Die Proben wurden in 4%igem Formol fixiert und unter dem Mikroskop qualitativ und quantitativ ausgewertet.

Gleichzeitig wurden oberflächlich abgeschürfte Bodensedimente und Wasserpflanzen – wie oben – fixiert und die enthaltenen Boden- bzw. Aufwuchsorganismen nach Kahl (1935), Brohmer et al. (1937), Streble (1974) und Voigt (1957) bzw. von Spezialisten bestimmt.

3.2.3 Makrofauna

Das Sammeln der Makrofauna erfolgte während des gesamten Untersuchungszeitraums einzeln mit Käschern an unterschiedlichen Standorten des Sees, wobei Belegexemplare konserviert und nach Daday de Dees (1910), Brohmer (1937), Brauer (1961), Brinkhurst & Jamieson (1971), Franciscolo (1979), sowie durch Spezialisten bestimmt wurden.

3.2.4 Leitform *Lepidurus apus* Linne

Individuen der Art *Lepidurus apus* L. (Crustacea, Notostraca, Triopsidae) wurden in unregelmäßigen Abständen zwischen Februar und Juni 1978 an Stellen mit einer Sichttiefe bis zum Grund des Sees von einer überschaubaren Fläche von 2×2 m quantitativ abgesammelt, und auf Größe, Geschlecht und Eizahl hin untersucht. An 20 adulten Tieren

wurden mikroskopische Nahrungsresteanalysen aus dem Darmtrakt durchgeführt. Durch Beobachtung wurden Driftausgleichsverhalten und Eiablage registriert und letztere photographisch demonstriert.

Um die Kohorten-Bildung innerhalb einer Population nachzuweisen und den Einfluß von *Lepidurus apus* L. auf die Biozönose aufzuzeigen, wurde ein Experiment zur Wiederbelebung der trockengefallenen Seeböden angeschlossen: Kurz vor Einsetzen der Regenzeit (Oktober 1978) wurden von den unter 4.2.1 beschriebenen sechs Vegetationszonierungen je eine trockene Seebodenfläche (Größe 40×50 cm) entnommen und in ebensogroßen Aquarien in Stuttgart-Hohenheim in einem Gewächshaus gemäß ihrer natürlichen Lage im See unterschiedlich hoch mit destilliertem Wasser geflutet. Vom 25. Oktober 1978 bis 1. Juni 1979 erfolgte bei simulierten mediterranen Temperaturverhältnissen und natürlicher Photoperiodik eine vergleichend quantitative Beobachtung der Biozönosenentfaltung.

3.2.5 Statistik

Um den Vernetzungsgrad der Organismen untereinander auszudrücken, wurde für die terrestrische Fauna des trockenen Seebodens der Diversitäts-Index ($H = \Sigma\ p_i \ln p_i$) berechnet (Shannon & Weaver 1963), wobei H = Diversität und p_i = Anzahl der Individuen der i-ten Art bedeuten.

4. Ergebnisse

4.1 Biotop

4.1.1 Klima

Die „Giara di Gesturi" bietet den über das westliche Mittelmeer kommenden Winden, vor allem dem „Ponente-Maestrale", der Geschwindigkeiten bis zu 90–100 km/h (Windstärke 10) erreichen kann (Fadda 1975/76) und somit für die Vegetation und Wasserzirkulation auf der Giara von großer Bedeutung ist, einen ersten Widerstand und zwingt mitgeführte Wolken zum Abregnen. Der Vergleich eigener Messungen mit den Daten von Fadda (1975/76) ergeben einen um mindestens 300 mm bis maximal 500 mm höheren Niederschlagswert von 800±100 mm, als er für Cagliari, der Hauptstadt Sardiniens, von Walter und Lieth (1967) angegeben wird. Auch Arrigoni (1968) umzeichnet die Giara mit einer 900 mm-Isohyete (jährliches Mittel), die sich deutlich aus dem Umland, dessen jährlicher mittlerer Niederschlag bis zur ca. 50 km entfernten Westküste hin auf weniger als 500 mm abfällt, heraushebt.

Die Lufttemperaturen erreichen ein Minimum im Februar, wo sie zwischen –2°C und +6°C oszillieren und ein Maximum im August mit Werten zwischen 17°C und 36°C (Fadda 1975/76 und eigene Messungen; Abb. 2). Eistage sind nach Auskunft der Bevölkerung im Februar möglich und Rauhreif zwischen Ende Februar und Anfang März häufig. Im Frühjahr und Herbst treten oft Nebelbänke auf (Fadda 1975/76).

Die Abb. 2 zeigt das Klimadiagramm der nächstliegenden Wetterstation „Mandas" (ca. 20 km südöstlich der Giara), die auf gleicher Höhe liegt und vergleichbaren Klimabedingungen ausgesetzt ist.

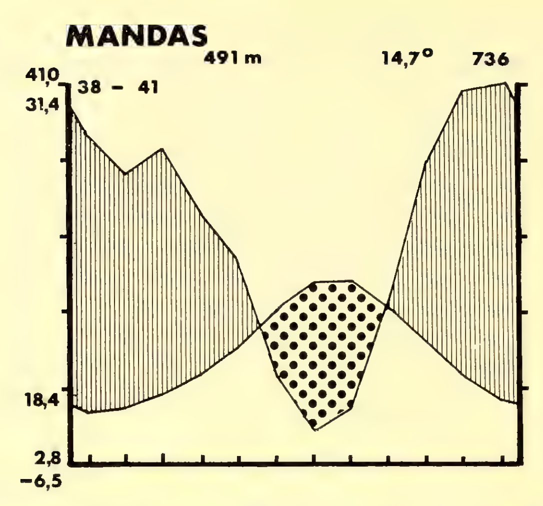


Abb. 2: Klimadiagramm der nächstgelegenen Wetterstation ,,Mandas" (aus ARRIGONI 1968).

4.1.2 Boden

Da die Hauptmenge des Wassers über Niederschläge in den Flachsee gelangt, sind die gelösten anorganischen Stoffe überwiegend auf den Seeboden sowie die winterlichen Einschwemmungen aus dem Uferbereich zurückzuführen, denen damit als Nährstofflieferanten für die Primärproduzenten besondere Bedeutung zukommt.

Die geochemischen Analysen von LAURO (1937) beschreiben einen relativ Silicium-, Aluminium-reichen sowie Eisen-, Mangan-, Calcium- und Kalium-armen Basalt als bodenbildendes Ausgangsgestein für die Hochfläche der ,,Giara di Gesturi". Abb. 3 faßt die im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen ermittelten physikalisch-chemischen Bodenwerte zusammen: Mit Ausnahme der extremen Phosphorarmut (im Mittel unter 4,4 ppm P) sind die Vorräte an Makronährstoffen relativ günstig (108,3–195,5 ppm K und 0,9–2,3% N in den oberen 10 cm). Die Kaliumverfügbarkeit ist wegen der wahrscheinlich überwiegend montmorillonitischen Tonminerale jedoch wohl geringer. Der geringe Phosphorgehalt und der niedrige pH-Wert deuten auf einen relativ stark verwitterten Boden hin. Letzterer schwankt an den einzelnen Untersuchungsstandorten nur geringfügig und nimmt mit der Dauer der jährlichen Wassersättigung des Bodens von ca. 5,3 auf 6,3 zu, wie auch MOOR (1937) für vergleichbare Standorte beschreibt.

Der Gehalt an organischer Substanz liegt im Seeboden (1,04% der TS in den oberen 10 cm) deutlich unter dem des Macchienbodens (5,51% der TS in den oberen 10 cm) sowie extrem unter dem von Sedimenten permanenter Seen (LENZ 1921), was auf die viel günstigeren Mineralisationsbedingungen des temporären Flachsees zurückgeführt werden kann.

Die Mächtigkeit des Sediments ist je nach Lage zur Hauptwindrichtung und Zu- bzw. Abflüssen unterschiedlich, übersteigt jedoch im trockenen Zustand selten 1 cm.

Hoher Steingehalt (ca. 95% in 20 cm Tiefe), dichte Lagerung aufgrund der Bodenart (schluffiger Ton) bedingen für die Pflanzenwurzeln einen starken Eindringwiderstand, so daß in den hydromorphen Böden die Durchwurzelung in der Regel bei 5–6 cm Tiefe

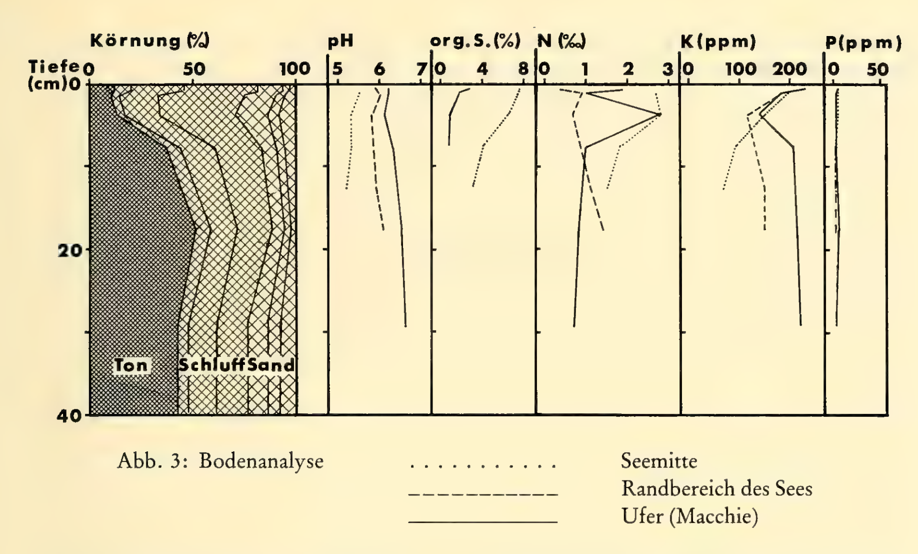


Abb. 3: Bodenanalyse

. . . .	Seemitte
-----------	Randbereich des Sees
————————	Ufer (Macchie)

endet. Begründet durch den hohen Ton- und Schluff-Anteil (ca. 40 bzw. 35%) finden während der herbstlichen Austrocknung Schrumpfungsprozesse statt, wobei bis zu 2 cm weite und über 30 cm tiefe Trockenrisse entstehen. Die trockengefallenen, steinharten Böden erlauben Pflanzen und Tieren aus physikalisch-chemischen Gründen in den Sommermonaten (je nach Größe des Sees von Juni bis September) nur latentes Leben.

4.1.3 Wasserchemie, Temperatur, Wasserstand

Da ausschließlich Regenwasser und oberflächlich aus der Macchie abfließendes Wasser in den ,,Pauli Perdosu" gelangen, liegen die Härtegrade während der Regenmonate (im Untersuchungszeitraum von Februar bis Mai 1978) unter der Nachweisbarkeitsgrenze von 0,5° dH und steigen erst mit dem allmählichen Austrocknen des Gewässers als Folge des ,,Eindampfens" leicht auf 8,2° GH ± 0,3° dH und 5,0° KH ± 0,3° dH an (Abb. 4). Dieser Vorgang erhöht mit Sicherheit auch den Elektrolytgehalt des während der Austrocknungsphase abflußlosen Sees (Löffler 1961).

Tendenziell ähnlich verhält sich der pH-Wert, der von 7,0 auf 8,2 ± 0,3 steigt. Tagesperiodische Schwankungen können jedoch wesentlich höher liegen (Barclay 1966).

Der Sauerstoffgehalt steigt im Laufe der Vegetationsperiode mit zunehmender Pflanzenmasse von 92 ± 3,8% Sättigung auf 102 ± 4,5% Sättigung. Doch setzt das bis Mai stärker aufgewärmte Wasser der O_2-Aufnahme Grenzen, so daß der Wert meist knapp unter der Sättigung bleibt und erst bei stärkerem Eintrocknen im Juni auf den Tiefststand von 72 ± 2% Sättigung fällt (Abb. 4). Eine nächtliche Sauerstoffzehrung von bis zu 70% deutet auf intensive Veratmungsvorgänge hin.

Während der Temperaturverlauf des Wassers in den Monaten Februar bis Mai den Lufttemperaturen gedämpft folgt, ohne nachts den Gefrierpunkt zu erreichen (nach Aussagen der Bevölkerung sind in manchen Jahren die Seen allerdings wenige Tage mit Eis bedeckt), übersteigt im Juni die Wassertemperatur die Lufttemperatur um bis zu 10° C und zeigt Maximalwerte von 40° C. In dieser Zeit sinkt der Wasserspiegel sehr rasch (durchschnittlich 2 cm/Tag), so daß der See innerhalb von 25 Tagen (in heißen Sommern auch wesentlich schneller) trockenfällt (Abb. 4).

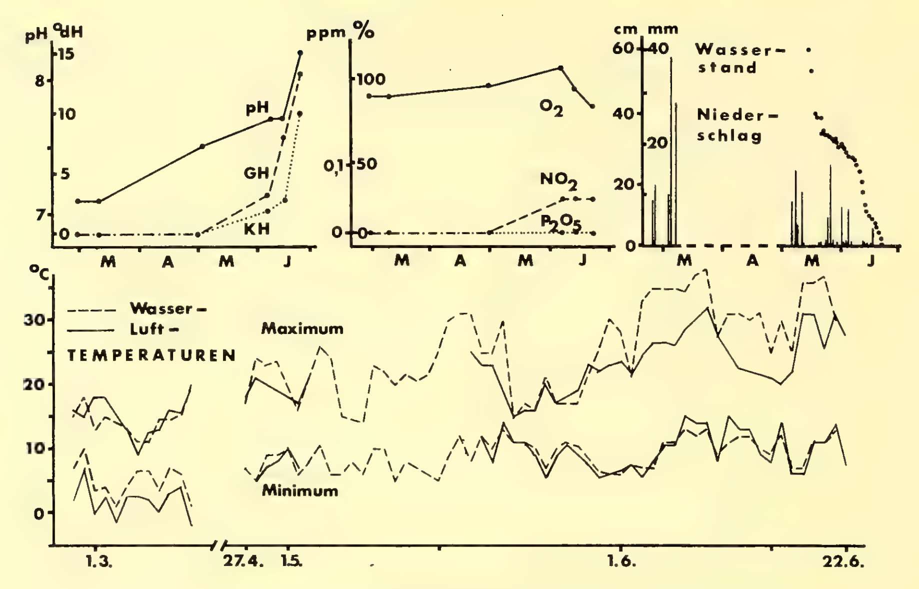


Abb. 4: Chemische und physikalische Wasserwerte des „Pauli Perdosu".

Die Werte für P_2O_5 und NO_2 bleiben fast immer unter der Nachweisbarkeitsgrenze von 0,05 ppm, so daß zusammenfassend der See als ausgesprochen oligotroph und mineralienarm charakterisiert werden muß. In der Regel neigen temporäre Gewässer zwar zur Eutrophierung (Kramer 1964), doch muß beim „Pauli Perdosu" der Verlust an Nährstoffen durch die alljährliche Ausschwemmung während der Regenmonate in Betracht gezogen werden.

4.2 Biozönose

4.2.1 Flora

In Ergänzung zu den aktuellen Untersuchungen der Abiose gibt die Vegetation an, welchen ökologischen Bedingungen ein Standort langfristig ausgesetzt ist. Diese Langzeit-Standortbedingungen spiegeln sich in einer spezifischen Pflanzengesellschaft wieder, die auch an anderen ökologisch vergleichbaren Standorten auftritt. Aus diesem Grunde wurde die Pflanzengesellschaft des „Pauli Perdosu" kartiert und pflanzensoziologisch ausgewertet.

Je nach Wassertiefe zeigt sich zum Zeitpunkt der Vegetationsaufnahme eine spezifische Vergesellschaftung bestimmter Arten. So konnte der See in sechs verschiedene Zonen eingeteilt werden (Abb. 5 und 6), die sich hinsichtlich ihrer Beziehung zwischen Wassertiefe und Artenspektrum unterscheiden.

Abb. 5 zeigt deutlich, daß sich die Pflanzen des „Pauli Perdosu" drei ökologischen Gruppen zuordnen lassen:

1. Arten, die ihr Optimum im austrocknenden Seebereich finden („Trockengesellschaft"): z. B. *Eryngium barrelieri* Poiss. und *Myosotis sicula* Guss.

2. Arten, die ihr Optimum im tiefsten Wasserbereich finden („Naßgesellschaften"): z. B. *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl. und *Ranunculus ololeucos* Lloyd.
3. Arten, die optimal an den astatischen Charakter des Sees angepaßt sind und dadurch sowohl die gesamte Vegetationszeit, als auch alle Standortsdifferenzierungen ausnützen können („amphibische Gesellschaft"): z. B. *Isoetes velata* A. Braun, *Eleocharis acicularis* (L.) Roemer et Schultes und *Eryngium corniculatum* Lam.

Mit zunehmender Austrocknung des Sees übernimmt die „Trockengesellschaft" die tieferen Seebereiche und löst damit sukzessive die „Naßgesellschaft" ab (unterschiedliches zeitliches Optimum). Dennoch behält aufgrund der mehrmonatigen Überflutungsdauer des Sees die Trockengesellschaft ihr Optimum im Uferbereich, während die Naßgesellschaft im tieferen Bereich optimale Entwicklung zeigt (unterschiedliches lokales Optimum).

Die Flora des „Pauli Perdosu" umfaßt zusätzlich zu den in Abb. 5 genannten folgende, meist niederwüchsige Arten, die aufgrund ihrer Kleinheit und der Wassertrübung, oder, da zum Zeitpunkt der Bestandsaufnahme ihre Vegetationszeit bereits zu Ende war, nicht mit Deckungsgrad geschätzt werden konnten:

Crassula tillaea Lester-Garland (im Trockenen)
Elatine spec. (Zone 1–5)
Nitella batrachosperma (Reichenbach) A. Br. (Zone 1–5)
Callitriche spec. (Zonen 5 und 6)
Ranunculus aquatilis L. (im Steiluferbereich)
Riccia spec. (verstreut)
Lythrum hyssopifolia L. (verstreut)

Aufgrund dieser Artenzusammensetzung läßt sich die Pflanzengesellschaft nach Moor (1936) und Braun-Blanquet (1951) dem mediterranen Verband des Isoetion Br.-Bl. der Ordnung *Isoetelalia* Br.-Bl. zuordnen. Der relativ artenarme Bestand enthält an Ordnungscharakterarten nur *Mentha pulegium* L. und *Myosotis sicula* Guss. Verbandscharakterarten kommen hingegen nicht vor.

Bei der weiteren Spezifizierung in Assoziationen läßt der Vergleich des Arteninventars des „Pauli Perdosu" eher auf eine engere Beziehung mit der nordafrikanischen Gesellschaft des *Isoetum adspersi* Br.-Bl. (Chevassut & Quezel 1956) schließen als auf die europäisch-mediterranen Assoziationen des von Moor (1937) beschriebenen Isoetion.

Chevassut & Quezel (1956) bezeichnen das *Isoetum adspersi* Br.-Bl. als die vikariierende Assoziation zum *Isoetum setacei* Br.-Bl. des europäischen Mittelmeerraums. Durch die Anwesenheit von *Callitriche* spec. und *Myriophyllum verticillatum* L. erscheint die Zuordnung der tieferen Seebereiche zum noch wenig beschriebenen Verband *Preslion cervinae* Br.-Bl. gerechtfertigt. Eine scharfe Abgrenzung des *Isoetum setacei* BR.-BL. gegen das *Preslion* ist nach Moor (1936) jedoch nur selten möglich, was auch die vorliegenden Untersuchungen bestätigen.

Zusammenfassend beschreibt das durch Thero- und Geophyten charakterisierte Biospektrum deutlich den ephemeren Charakter dieser Vegetationseinheit. Das häufige Vorkommen der durch Melioration ihrer Biotope bedrohten Arten *Isoetum velata* A. Braun, *Eryngium corniculatum* Lam. und von – hier neu für Sardinien beschrieben – *Ranunculus ololeucus* Lloyd rechtfertigt die Bestrebungen zur Unterschutzstellung (Cassola & Tassi 1973, WWF 1973) der gesamten „Giara di Gesturi".

VI V IV III II I

5% / 25% Deckungsgrad

Cynodon dactylon (L.) Pers.
Bellis perennis L.
Myosotis sicula Guss.
Ranunculus sardous Crantz
Plantago lanceolata L.
Eryngium barrelieri Boiss.
Lythrum borystenicum (Schrank) Litv.
Mentha pulegium L.
Alopecurus myosuroides Hudson
Aira elegans Willd. ex Gaudin
Apium crassiper Rchb. f.
Juncus pygmaeus L.C.M. Richard ex Thuill.
Eleocharis acicularis (L.) Roemer et Schultes
Isoëtes velata A. Braun
Eryngium corniculatum Lam.
Myriophyllum verticillatum L.
Nitella capitata Nees v. Es. Ag.
Glyceria plicata (Fries) Fries
Ranunculus ololeucos Lloyd
Baldellia ranunculoides (L.) Parl.

MHW
AW

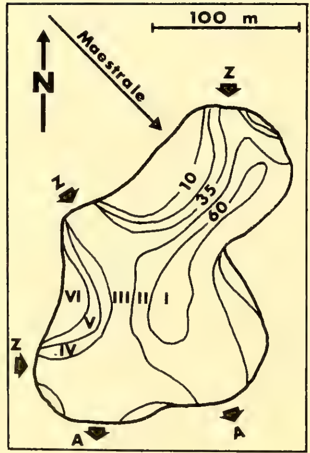


Abb. 5 u. 6: Vegetationszonierung des Untersuchungsgewässers (Römische Ziffern entsprechen gleichen Tiefen- und Vegetationszonierungen)

5. (oben): Transekt
MHW = Mittlerer Hochwasserstand im Winter
AW = Aktueller Wasserstand

6. (links): Aufsicht
Z = Zuflüsse
A = Abflüsse nach Regenfällen

4.2.2 Fauna

Da der Trockenzeit als abiotischem Faktor größte Bedeutung im Ökosystem temporärer Gewässer zukommt, können die unterschiedlichen Anpassungsformen der Organismen an diese Extremperiode gut zur Charakterisierung ganzer Tiergruppen herangezogen werden (Kenk 1949). In Anlehnung an und Ergänzung zu Spandl (1926), Kenk (1949), Gelei et al. (1954) und Heitkamp (1978) seien die Saisonbionten hier in vier Gruppen eingeteilt:

1. Cystobionten: Cystenbildende Formen, einschließlich der Organismen, die überdauernde Eier hinterlassen.
2. Stygobionten: Formen, die an feuchten bis trockenen Stellen eingegraben ein latentes oder in den Trockenrissen und unter Steinen ein aktives Leben weiterführen.
3. Fuganten: Während der Trockenzeit auf Ersatzbiotope ausweichende oder während der wasserführenden Zeit zur Tränke und zum Nahrungserwerb an den See kommende Tiere.
4. Occasionisten: Tauchen nur zufällig im Biotop auf und können die Trockenzeit nicht überdauern.

Um die bestehenden Bestrebungen zur Unterschutzstellung der ,,Giara di Gesturi" (Cassola & Tassi 1973; WWF 1973) nachdrücklich zu unterstützen, werden in den folgenden Beispielen vor allem Arten herausgegriffen, die zumindest aufgrund ihres Seltenheitswertes Maßnahmen zum Schutz der Hochfläche rechtfertigen.

Cystobionten

Diese artenreichste und wahrscheinlich optimal an den astatischen Charakter ihres Lebensraums angepaßte Gruppe schließt alle Ciliata, Porifera, Rotatoria, Crustacea und Bryozoa ein. Besonders erwähnt sei *Systylis hoffi* Bresslau, ein koloniebildender Ciliat, den Bresslau (1919) in Rasenaufgüssen von im Frühjahr überschwemmten Wiesen gefunden hat. In den eigenen Versuchen begannen sich die Kolonien bereits zwei Tage nach dem Aufgießen des Seebodens zu bilden. Sie erreichten ihre maximale Größe von fast 1 cm nach weiteren vier Tagen und stellten ihre Entwicklung nach insgesamt drei Wochen völlig ein, worauf die doldenförmigen Kolonien rasch zerfielen. Erst bei einem Kontrollaufguß im darauffolgenden Jahr konnte die Art wieder zur Entwicklung gebracht werden, was auf eine Anpassung an besonders kurzlebige temporäre Gewässer hinweist.

Mehrere Generationen pro Überflutungszeitraum bildet das ebensogroße und ebenfalls koloniebildende Rotator *Sinantherina socialis* (L.), ein Kosmopolit, dessen kugelförmige Kolonien sowohl festsitzend als auch freischwimmend gefunden wurden.

Besondere Erwähnung finden muß *Ephydatia fluviatilis* (L.), da hiermit zum ersten Mal ein Vertreter der Schwämme für den Lebensraum temporärer Gewässer beschrieben wird. Schon Spandl (1926) weist auf die Dauerkeime der Spongilliden hin, doch vermerkt noch Kramer (1964) ausdrücklich, daß unter den Schwämmen keine Art in einem temporären Gewässer gefunden wurde. Die extrem euryöke Art (vgl. Moncharmont 1948) konnte regelmäßig in braunen bis grünen Polstern vor allem in den Aushöhlungen unter den in den Seen liegenden Basaltblöcken gefunden werden.

Artname	Fundzeit	Saprobien-stufe
CILIATA		
Systylis hoffi Bresslau	W	
Vorticella monilata (Tatem)	W + F	k
Urostyla grandis (Ehr.)	W + F	ams
Paruroleptus spec.	W + F	
PORIFERA		
Ephydatia fluviatilis (L.)	W + F	bms/ams
TURBELLARIA		
Olisthanella truncula (O.Schm.)	F	
Bothromesostoma personatum (O.Schm.)	W	
ROTATORIA		
Sinantherina socialis (L.)	F	bms
Collotheca ornata (Ehr.)	W	bms/ams
Limnias ceratophylli Schr.	F	os-bms
Brachionus spec.	F	
Pedalia spec.	F	
Testudinella spec.	W + F	
Lecane luna (Muell.)	F	bms
GASTROTRICHA		
Lepidodermella squamatum Duj.	W + F	
MOLLUSCA		
Armiger crista L.	W + F	bms
Ancylus capuloides Porro.	W + F	
HIRUDINEA		
Hirudo medicinalis (L.)	W + F	bms/ams
OLIGOCHAETA		
Chaetogaster giastrophus (Gruit)	W + F	bms/ams
Criodrilus lacuum (Hoffm.)	W + F	bms
CRUSTACEA		
Lepidurus apus L.	W + F	
Chirocephalus diaphanus Prev.	W + F	

Tab. 1: Artenliste der Fauna des „Pauli Perdosu" (unvollständig)
Zeichenerklärung:
Fundzeit: F = Frühjahr; W = Winter

Saprobienstufen nach E. Mauch (1976):
k = katharob; os = oligosaprob; ams = alpha-mesosaprob;
bms = beta-mesosaprob

Artname	Fundzeit	Saprobien-stufe
Daphnia longispina (O.F.M.) T	W + F	os-bms
Scapholeberis aurita (S.Fisch.)	W	os-bms
Alona spec.	W	
Eucypris crassa (O.F.M.)	W + F	
Eucypris virens (Jur.)	W + F	os-bms
Cypris bispinosa Lucas	W + F	
Cypris pubera O.F.M.	W + F	
Diaptomus cyaneus Gurney	W + F	
Hemidiaptomus roubaui (Rich.)	W	
Hemidiaptomus gurneyi (Roy)	F	
Arctodiaptomus wierzejskii (Rich.)	F	os-bms
ACARI		
Gen. spec.	W + F	
HEXAPODA		
Odonata Gen. spec.	W + F	
Trichoptera Gen. spec.	W + F	
Ranatra spec.	W + F	
Nepa rubra sardiniensis Hung.	W + F	
Corixa spec.	W + F	
Plea spec.	W + F	
Notonecta spec.	W + F	
Naucoris spec.	W + F	
Bidessus goudoti (Castelnau)	W + F	
Hyphydrus spec.	W + F	
Laccophilus minutus L.	W + F	
Agabus bipustulatus L.	W + F	os
Colymbetes fuscus L.	W + F	os
Acilius duvergeri Gob.	F	
Dytiscus circumflexus F.	W + F	
Gyrinus spec.	W + F	
Berosus spec.	W + F	
Hydrochus spec.	W + F	
Hydrous piceus L.	W + F	os-bms
Helophorus spec.	W + F	
Phytobius spec.	W + F	
BRYOZOA		
Fredericella sultana (Blbch.)	W + F	os-bms
VERTEBRATA		
Hyla arborea sarda de Bett.	W + F	
Bufo viridis viridis Laur.	W + F	
Natrix maura L.	W + F	
Equus caballus L.	W + F	

Die durch ihre Größe auffälligsten Cystobionten sind der Anostrake *Chirocephalus diaphanus* Prev. und der Notostrake *Lepidurus apus* L. Die beiden Arten sind in Mitteleuropa durch die Trockenlegung ihrer Lebensräume nahezu ausgerottet und im mediterranen Raum zumindest stark gefährdet. RIEDER (1979) bezeichnet in seinem „Versuch einer ‚Roten Liste‘ der seltenen Krebse“ den Fundort dieser Arten als schutzwürdig. Da die Vertreter der Triopsiden, zu denen *Lepidurus* zählt, in jüngster Zeit Aufmerksamkeit als

mögliche biologische Unkrautbekämpfer in Reisfeldern erregten (Katayama et al. 1974; Matsunaka 1976; Takahashi 1977), sind Bestrebungen zur Unterschutzstellung ihrer Biotope besonders zu unterstützen.

Stygobionten

Neben der Gattung *Helophorus* (Hexapoda), über deren Biologie noch wenig bekannt ist, sei hier vor allem der Oligochät *Criodrilus lacuum* (Hoffm.) genannt, der unter Steinen und in Bodenbereichen mit einer minimalen Restfeuchte ein latentes oder nach sommerlichen Regenfällen kurzzeitig auch aktives Leben weiterführt.

Die Mollusken und Turbellarien sind ebenfalls zu den Stygobionten zu rechnen und Heitkamp (1978) beschreibt ,,stygophile Tendenzen" für eine Turbellarienart astatischer Kleingewässer.

In das System der Trockenrisse dringen vom Ufer her terrestrische, räuberische Coleopteren *(Chlaenius, Bembidion)* nach, so daß auf die im Biotop verbleibenden Arten neben dem Trockenheitsstreß ein zusätzlicher Druck durch Räuber ausgeübt wird.

Fuganten

Die vergleichsweise hohe Artenzahl an Hexapoden im ,,Pauli Perdosu" (Tab. 1) ist nur aus deren Fähigkeit, den austrocknenden Lebensraum aktiv verlassen zu können, verständlich. Als entscheidendes Sommerrefugium dieser Arten muß vor allem der zentral auf der ,,Giara di Gesturi" gelegene und permanent wasserführende Quellbereich nahe des Sees ,,Ala de Mengiánu" betrachtet werden. Während der Trockenzeit können



Abb. 7: Im ,,Pauli Perdosu" weidende Giara-Pferde

dort bis zu 1000 Coleopteren pro Kescherzug gefangen werden (Burmeister & Dettner in Vorbereitung). Als Besonderheit sei vorläufig nur *Acilius (Homoeolytrus) duvergeri* Gob. erwähnt, der neu für Sardinien ist, und von dem Franciscolo (1979) voraussagend schreibt, daß er in Sardinien noch zu entdecken sei.

Ebenfalls zur Gruppe der Fuganten zu rechnen sind sämtliche Vertebraten, wobei die mitaufgeführten Giara-Pferde eine Sonderstellung im Arteninventar dieser temporären Gewässer einnehmen. Sie sind in die Artenliste unbedingt aufzunehmen, da sie sich während der meisten Zeit des Jahres hauptsächlich von Sumpf- und Wasserpflanzen ernähren und damit stark in den Energiefluß der Flachseen eingreifen (Abb. 7).

Grundsätzlich sind vor allem in den Trockengebieten der Erde zur Tränke kommende Großsäuger die Regel und tragen dort stark zur Eutrophierung der Gewässer bei. Gelei et al. (1954) beschreiben temporäre Tümpel auf einer Bergwiese in Oberungarn, deren Entstehung, Morphologie und Arteninventar von Hausschweinen geradezu „bestimmt" werden.

Abschließend sei auf die Problematik der Ausrottung der Giara-Pferde nochmals hingewiesen (s. Kap. 2).

Occasionisten

Als einziger Vertreter dieser Gruppe kann für die Gewässer der „Giara di Gesturi" nur *Hirudo medicinalis* (L.), der medizinische Blutegel, genannt werden. Sein Auftreten im Biotop hängt mit seinem zufälligen Verschlepptwerden durch Säugetiere zusammen, und er ist in der Regel nicht in der Lage, die Trockenzeit zu überleben oder Eier zu hinterlassen. Dies gilt nicht, wenn permanente Gewässer, wie z. B. die Quellniederung nahe des Sees „Ala di Mengiánu", in erreichbarer Nähe sind.

Die Gruppe der Occasionisten spielt in den Seen der „Giara di Gesturi" nur eine untergeordnete Rolle. In temporären Seen, die ihr Wasser z. B. durch Flußüberschwemmungen erhalten, kann der Einfluß zufällig eingeschwemmter Fische jedoch von großer Bedeutung für die Zusammensetzung der gesamten Biozönose sein.

Trockenbiozönose

Auf dem trockengefallenen Seeboden und in den bis zu 30 cm tiefen Trockenrissen stellt sich während des Sommers eine neue, vom Ufer her zuwandernde Lebensgemeinschaft ein, die sich hauptsächlich aus Formiciden, Saltatoria und Carabiden *(Chlaenius, Bembidion)* zusammensetzt und keine große Vielfalt erreicht. Der Diversitätsindex der Gesamtarthropoden, errechnet aus einer Stichprobe von 32 Arten mit 244 Individuen auf 1 m^2 beträgt 2,47, liegt also noch unter der Diversität z. B. eines Hirsefeldes, für das von Odum et al. (1971) der Wert 3,26 angegeben wird.

Da die Trockenbiozönose wesentlich zum Abbau und Abtransport des auf dem Seeboden verbliebenen organischen Materials beiträgt, wirkt sie – zusammen mit den Frühjahrs-Ausschwemmungen – einer Eutrophierung der Seen entgegen und muß in ihrer Bedeutung für die Konstanz des gesamten Ökosystems besondere Beachtung finden.

4.2.3 Netzplankton

Da lediglich Netz-Phytoplankton gesammelt wurde, können in der vorliegenden Arbeit keine Angaben über das für die Primärproduktion so wichtige Nanophytoplankton gemacht werden. Hervorzuheben ist dennoch das massenhafte Auftreten einzelner

Netzphytoplankter zu bestimmten Jahreszeiten (Abb. 8). So waren z. B. im Mai *Eudorina elegans* Ehrb. und im Juni *Kentosphaera* spec. so stark dominierende Arten, daß sicher nur der oligotrophe Zustand des Sees Wasserblüten verhinderte. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen auch GELEI et al. (1954) für temporäre Gewässer Ungarns, in denen unter anderen ebenfalls eine *Eudorina*-Art aufgrund des hohen Nährstoffgehalts der Gewässer eine Vermehrung bis hin zur Algenblüte erreichte.

Das Netz-Zooplankton, das im Vergleich zum Netz-Phytoplankton in seiner Biomasse eine weit größere Rolle spielt, zeigt bis hin zur beginnenden Austrocknung des Sees Ende Juni eine starke Dominanz von Nauplien unterschiedlicher Arten (Abb. 8), was die besondere Anpassung der Crustaceen an den temporären Lebensraum gut widerspiegelt (MORTON & BAYLY 1977). Die dominanten Arten wechseln jedoch, wie das auch für das Phytoplankton galt, von Monat zu Monat, übereinstimmend mit dem Postulat von KENK (1949), wonach die Zusammensetzung der Fauna temporärer Gewässer in weit größerem Maße variiert als die anderer aquatischer Lebensräume. Auch für den vergleichbaren Lebensraum Reisfeld stellt HECKMAN (1974; 1979) eine streng jahreszeitliche Periodizität im Auftreten vieler Arten fest. Deshalb erhielt in der Artenliste der vorliegenden Arbeit ein Großteil der Organismen einen Vermerk über die Fundzeit. Auch BARCLAY (1966) weist für temporäre Gewässer Neuseelands ein plötzliches Auftreten von Arten und deren starke gegenseitige Beeinflussung nach.

Aufgrund dieser Tatsachen kann das Arteninventar des ,,Pauli Perdosu" hier sicher nicht in seiner absoluten Gesamtheit aufgeführt werden, wenngleich der oligotrophe Charakter des Sees – in der Artenliste durch die Saprobitätseinstufungen der Organismen nach MAUCH (1976) ausgedrückt – für eine vergleichsweise geringe Artenzahl spricht. Dies bestätigt auch MOORE (1970), der die Fauna eines temporären Teichs in Lousiana als qualitativ arm, aber quantitativ reich charakterisiert.

4.2.4 Leitform *Lepidurus apus*

Freilanduntersuchungen zur Biologie von *Lepidurus apus* L. sind bisher nicht bekannt. Da die Art im ,,Pauli Perdosu" eine sehr hohe Populationsdichte (bis zu 60 Indiv. pro m^2 im Winter) erreicht und unter den Cystobionten die größte hier vorkommende Spezies darstellt, kommt ihr im untersuchten Ökosystem als biotischem Faktor überragende Bedeutung zu. Deshalb wurde *Lepidurus apus* L. als Leitorganismus in den Mittelpunkt der Untersuchungen gerückt, seiner Biologie und Einnischung in das Ökosystem eines temporären Gewässers besondere Beachtung geschenkt und auf einige, bisher unbekannte Einzelheiten hinsichtlich Fortbewegung, Populationsaufbau, Fortpflanzung und Ernährung näher eingegangen.

Der Kosmopolit bleibt im Vergleich zu seinen nordischen Artgenossen im Mittelmeerraum relativ klein (maximale Carapaxlänge: 32 mm) und wurde gesondert als *Lepidurus apus lubbocki* BRAUER 1873 beschrieben. Seine Carapaxfarbe variiert im ,,Pauli Perdosu" von grün bis orange, wobei gefleckte Übergänge auftreten können.

a) Fortbewegung

Freilandbeobachtungen an *Lepidurus apus* L. zeigten ein ausgeprägtes und für in stehenden Gewässern lebende Tiere atypisches Driftausgleichsverhalten. Die Notwendig-

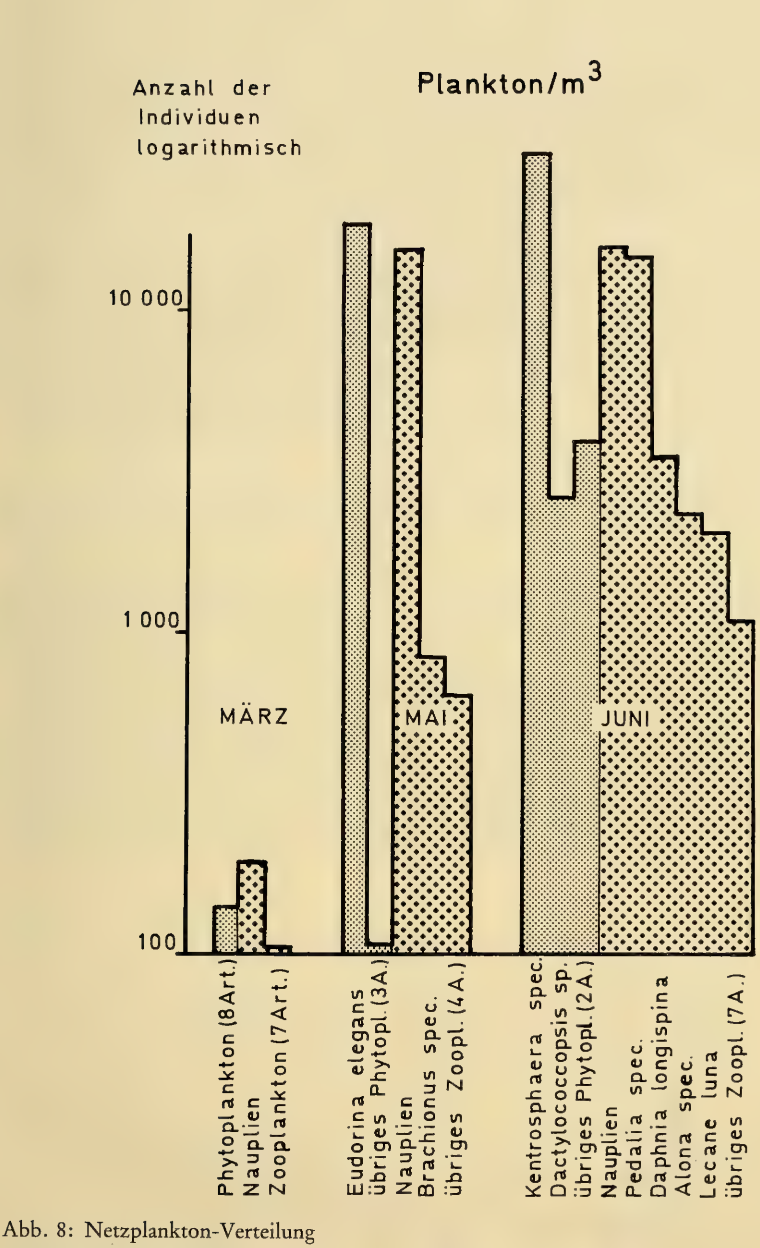


Abb. 8: Netzplankton-Verteilung
Quantitative und qualitative Änderungen von März bis Juni 1978 (kleines Raster: Netzphytoplankton, großes Raster: Netzzooplankton)

keit dieses Verhaltens läßt sich deutlich auf die hohen plötzlichen Niederschläge, die an Überlaufstellen der Seen kurzfristig bachartige Abflüsse schaffen, zurückführen.

An einem solchen Abfluß wurden 24 Stunden nach einem starken Wolkenbruch in einer Engstelle (ca. 50×100 cm) mit hoher, für die Krebse unüberwindlicher Strömungsgeschwindigkeit bei drei, stündlich aufeinanderfolgenden Sammlungen zuerst 125, dann 92 und anschließend noch einmal 68 Individuen gefangen, die tags zuvor verdriftet worden waren und nun in den See zurückstrebten. In einem zum Driftausgleichsverhalten angestellten Versuch wendeten sich die in eine Strömung gebrachten Tiere sofort gegen diese und schwammen dagegen an (Bei dieser Gelegenheit konnte an 20 adulten Krebsen eine unerwartete Höchstschwimmgeschwindigkeit von 45 bis 50 cm/Sek. gemessen werden.).

Die Tiere bewegen sich fast ausschließlich am Grund der Gewässer, wo sie ständig das feine Bodensediment auf der Suche nach Nahrung filtrieren. Im freien Wasser schwimmen sie nur, wenn sie den Aufwuchs an Wasserpflanzen ,,abweiden" oder z. B. nach dem Angriff einer Dytisciden-Larve schnell fliehen, wobei sie ihr Telson auf und ab schlagen, vergleichbar mit der Fortbewegungsweise eines Delphins. Damit erklärt sich die Funktion des Telsons als Antriebs-,,Flosse" bei schnellen Bewegungen.

b) Populationsaufbau

Quantitative Sammlungen von *Lepidurus apus* L. auf Flächen von 2×2 m ergaben im ,,Pauli Perdosu" eine hohe Populationsdichte von 50 bis 60 Individuen/m^2 im Februar und März, wie sie auch von SUBLETTE & SUBLETTE (1967) in den Playa Lakes im Llano Estacado gefunden wurde. Der sehr uneinheitliche Populationsaufbau (Abb. 9) läßt aus schubweisem Massenschlüpfen hervorgegangene Altersgruppen vermuten. Erst ab Mai vereinheitlicht sich das Bild des Altersaufbaus der Population. Es schlüpfen keine weiteren Nauplien mehr, und die Individuendichte erreicht noch vor dem Austrocknen des Sees (im Juli) den Wert Null. Zur Überprüfung der Hypothese des schubweisen Massenschlüpfens wurde der unter 3.2.4 beschriebene Schlupfversuch angeschlossen, der bereits nach zwei Tagen Überflutung der Seeböden 12 Jungtiere hervorbrachte. 34 Tage später und weitere 22 Tage danach schlüpften jeweils erneut gleichzeitig 6 bzw. 2 Individuen (Abb. 10). Ein drei Monate nach dem Fluten geschlüpftes Einzeltier wurde als Zufallser-

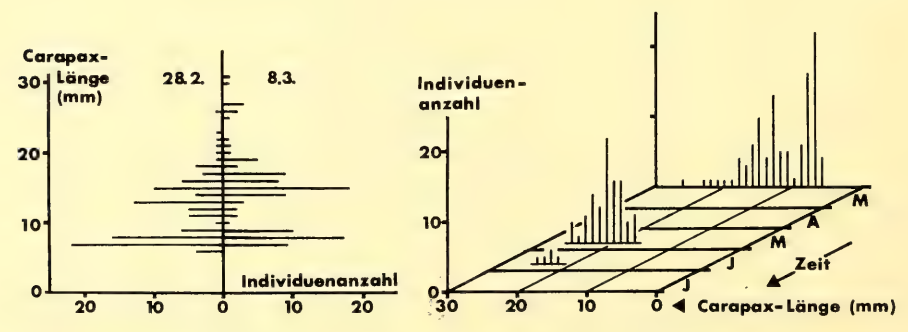


Abb. 9: Populationsaufbau von *Lepidurus apus* L. im ,,Pauli Perdosu" 1978.

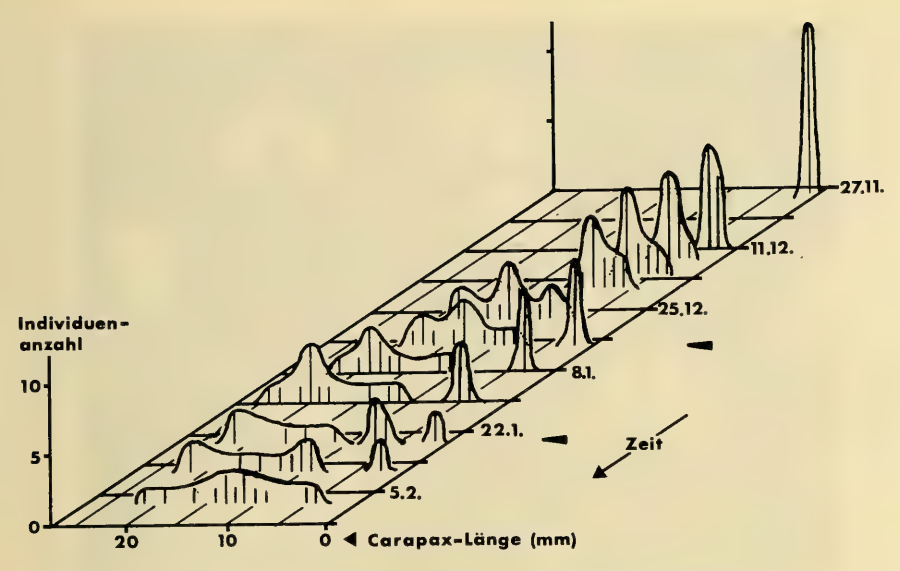


Abb. 10: Populationsaufbau von *Lepidurus apus* L. bei den Aufgußversuchen im Aquarium. Die Pfeile markieren den Schlupfzeitpunkt einer neuen Teilpopulation.

gebnis gewertet. Die drei Teilpopulationen vermischten sich im Laufe ihrer Entwicklung so, daß der falsche Eindruck einer gleichaltrigen Gesamtpopulation entstehen kann (Abb. 10).

Die Jungtiere wurden vor Erreichen der Geschlechtsreife aus dem Schlupfbecken genommen, um zu verhindern, daß sie dort selbst zur Eiablage gelangen. So wurde sichergestellt, daß alle 21 Krebse auch wirklich aus dem ursprünglichen Bodensediment stammten.

Die Graphik der Abb. 10 zeigt weiterhin, daß schnellwachsende Individuen eine weit kürzere Lebensdauer haben als langsam wachsende, wobei die Lebenserwartung zwischen 7 und 12 Wochen lag.

c) Fortpflanzung

Zum ersten Mal konnte das Ablaichverhalten der Weibchen, die ab einer Carapaxlänge von 16 mm Eier in den Beintaschen tragen, beobachtet werden: Die Tiere kleben ihre Eier an Wasserpflanzen ohne Bevorzugung bestimmter Arten. Die im Aquarium gehaltenen *Lepidurus* hefteten ihre Eier auch an Steine und an die Glasscheiben. Abb. 11 zeigt die an Blätter von *Myriophyllum* gehefteten Eier, um die eine klebrige Substanz zu erkennen ist.

Die Anzahl der Eier pro Weibchen korreliert deutlich mit deren Körpergröße: Ab einer Carapaxlänge von 16 mm sind 8 bis 12 Eier die Regel. Das Maximum von 82 Eiern wurde bei einer Carapaxlänge von 22 mm gefunden. Ob die Krebse ihre Eier bis kurz vor ihren Tod ansammeln oder im Laufe ihrer Entwicklung mehrmals ablegen und neu bilden, wofür das Vorkommen adulter Weibchen ohne Eier spricht, konnte nicht eindeutig geklärt werden.

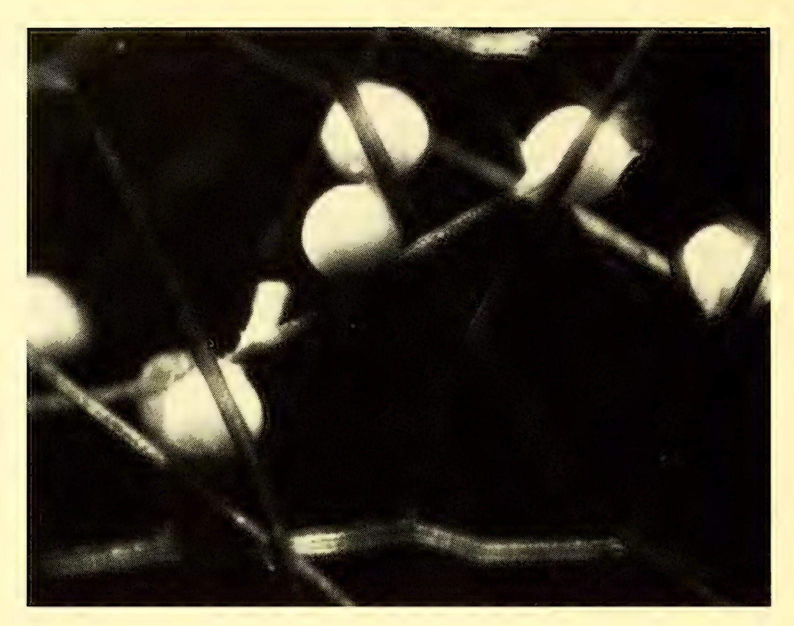


Abb. 11: Eier von *Lepidurus apus* L. an Blättern von *Myriophyllum* klebend (Maßstab 20:1; Unterwasseraufnahme).

Die Kopulation erinnert stark an die von Hotovy (1937) für *Triops cancriformis* Bosc. beschriebene, und im Aquarium gehalten, versuchten Männchen von *Lepidurus apus* L. Weibchen von *Triops cancriformis* Bosc. zu begatten.

Im Gegensatz zu den nördlicheren Verbreitungsgebieten der Art, aus denen fast keine Männchen bekannt sind (Gaschott 1928), ließ sich in Sardinien ein ausgewogenes Geschlechterverhältnis von 1,2 Weibchen zu 1,0 Männchen, gemessen an 208 Individuen, feststellen.

d) Ernährung

Nahrungsresteanalysen aus dem Magen-Darmtrakt freilebender Tiere zeigen, daß adulte *Lepidurus* Allesfresser sind, die auch lebende Tiere bis zur Größe von Ostracoden verzehren. Jedoch konnte weder im Freiland noch im Aquarium Kannibalismus, den Hempel-Zawitkowska (1967) für den nah verwandten *Triops cancriformis* Bosc. annimmt, nachgewiesen werden. Durch dessen Fehlen wird der oben beschriebene heterogene Altersaufbau der Population von *Lepidurus apus* L. möglich.

Unter den beengenden Verhältnissen eines Aquariums und ohne jegliche zusätzliche Fütterung nehmen die Krebse alle im Biotop vorkommenden Organismen mit Ausnahme der größeren und zur schnellen Flucht befähigten (z. B. *Chirocephalus diaphanus* Prev., *Criodrilus lacuum* [Hoffm.]) oder morphologisch besonders geschützten Tierarten (z. B. *Fredericella sultana* [Blbch.], *Ephydatia fluviatilis* [L.], *Ancylus capuloides* Porro.) als Nahrung an. Auch sämtliche Wasserpflanzen, die ohne Ausnahme von den im Freiland gefundenen Arten in den Aquarien zur Entfaltung kamen, wurden – mit der ein-

zigen Ausnahme *Isoetes velata* A. Braun – alle verzehrt. *Lepidurus apus* L. reduzierte in den Versuchsaquarien den Vegetationsdeckungsgrad, der in dem Vergleichsbecken mit hoher Artenvielfalt um 100% lag, auf weniger als 25%, die ausschließlich aus *Isoetes velata* A. Braun bestanden.

So mag das häufige Vorkommen von *Isoetes*-Arten in stehenden temporären Süßgewässern unter anderem mit der offensichtlichen Ungenießbarkeit der Pflanzen für *Lepidurus apus* L. (und vielleicht auch für andere Triopsiden) zusammenhängen. Ferner werden beim Filtrieren des Bodensediments annuelle Arten durch das Auswühlen ihrer Keimlinge unterdrückt, während perenne Arten mit geophytischen Überdauerungsorganen deutliche Vorteile haben.

Diese offensichtliche Förderung der entwicklungsgeschichtlich alten Art *Isoetes velata* A. Braun durch den ebenfalls ancestralen Phyllopoden *Lepidurus apus* L. läßt eine Koevolution vermuten (mündl. Bestätigung durch v. WAHLERT, staatl. Museum f. Naturkunde, Ludwigsburg), zumal beide Arten eng an den gemeinsamen Refugialbiotop temporärer Gewässer gebunden sind.

5. Diskussion

5.1 Ökophasen-Modell

Angelehnt an das Modell der Ökophasen, das erstmals von HEJNY (1957) vorgestellt und von IMAM & KOSINOVA (1972) auf das Ökosystem Reisfeld übertragen wurde, seien hier die drei funktionell gut abgrenzbaren und den See „Pauli Perdosu“ am meisten charakterisierenden Ökophasen vereinfacht dargestellt (Abb. 12). Um die Besonderheit des Sees – seinen Mechanismus zur Erhaltung des oligotrophen und salzarmen Zustands – hervorzuheben, wird durch Pfeile der Stoff-Fluß angedeutet. Es sei darauf hingewiesen, daß Stärke und Richtung der Pfeile lediglich auf Überlegungen und Rückschlüssen aus den Beobachtungen am Untersuchungsort und nicht auf Energie- oder Stoffmengenmessungen beruhen.

Ökophase I: Herbst–Winter

Diese Entstehungsphase des Sees ist vor allem durch die starken Ein- und Ausschwemmungen gekennzeichnet, die durch die heftigen Niederschläge während der mediterranen Regenperiode verursacht werden und einer eventuellen Versalzung und Eutrophierung stark entgegenwirken. Aufgrund der niedrigen Temperaturen und der geringen Sichttiefe beginnt sich die Pflanzengesellschaft nur zögernd zu entfalten, und auch das Plankton erreicht nur geringe Populationsdichten, da es ständig durch Ausschwemmungen aus dem See dezimiert wird.

Demgegenüber haben die Cystobionten aus der Gruppe der Hauptdetritusverwerter (Abb. 12, ovaler Kreis) bereits wenige Tage nach dem Einsetzen der herbstlichen Regenfälle den „revitalisierten“ aquatischen Lebensraum mit einer ersten Teilpopulation neu besiedelt. Zusammen mit den Stygobionten sind sie schon in den ersten Tagen nach einem starken Regenfall bereit, Nahrungspartikel aus dem einströmenden Wasser, das Nährstoffe aus der den See umgebenden Macchie mitbringt, auszufiltrieren. Selbst auf das normalerweise wiederholte Austrocknen während der klimatisch wechselhaften

Herbstmonate sind die Cystobionten vorbereitet und reagieren nach jedem stärkeren Regen, der den See zumindest mit wenigen Zentimetern Wasser anfüllt, mit einer weiteren Teilpopulation. Diese Teilpopulationen gehen – zumindest bei *Lepidurus apus* L. – aus unterschiedlich determinierten Eiern hervor, für deren Schlupf ein wiederholtes Austrocknen und/oder eine längere Überflutungsdauer notwendig sind.

Ökophase II: Frühjahr

War das Ökosystem der Phase I noch als ausgesprochen „offen" zu bezeichnen, so beginnt sich das System mit Abnahme der Niederschläge zu schließen. Dennoch darf der Begriff „geschlossenes" Ökosystem nur zur Charakterisierung des Unterschieds zu Ökophase I und nicht in streng ökologischem Sinne verstanden werden, denn das System steht nach wie vor im Austausch mit seiner Umgebung und erhält vermehrt Sonnenenergie. Auch kommt im Frühjahr der Anemotrophie (vgl. Hutchinson 1937), die dem See vor allem Pollen und Laub zuträgt, wachsende Bedeutung zu.

Mit steigender Temperatur und Intensität der Sonneneinstrahlung erreicht die Pflanzengesellschaft des *Isoetion* Br.-Bl. bald eine Üppigkeit, die für die Giara-Pferde zur Hauptnahrungsgrundlage in dieser Jahreszeit wird. Damit ist die Voraussetzung geschaffen für das Überleben dieser verwilderten Pferderasse, die sonst in der Macchie und den Korkeichenwäldern der „Giara di Gesturi" sicher den konkurrenzkräftigeren – aber wasserscheuen – Ziegen unterlegen wäre. Dadurch schalten sich die Giara-Pferde stark in den Stoffhaushalt der temporären Flachseen ein, beschleunigen den Stoffumsatz und liefern damit Nahrung für die Gruppe der Detritusverwerter, die zu dieser Jahreszeit durch die Kaulquappen des Laubfrosches *Hyla arborea sarda* De Bett. wesentlich erweitert ist.

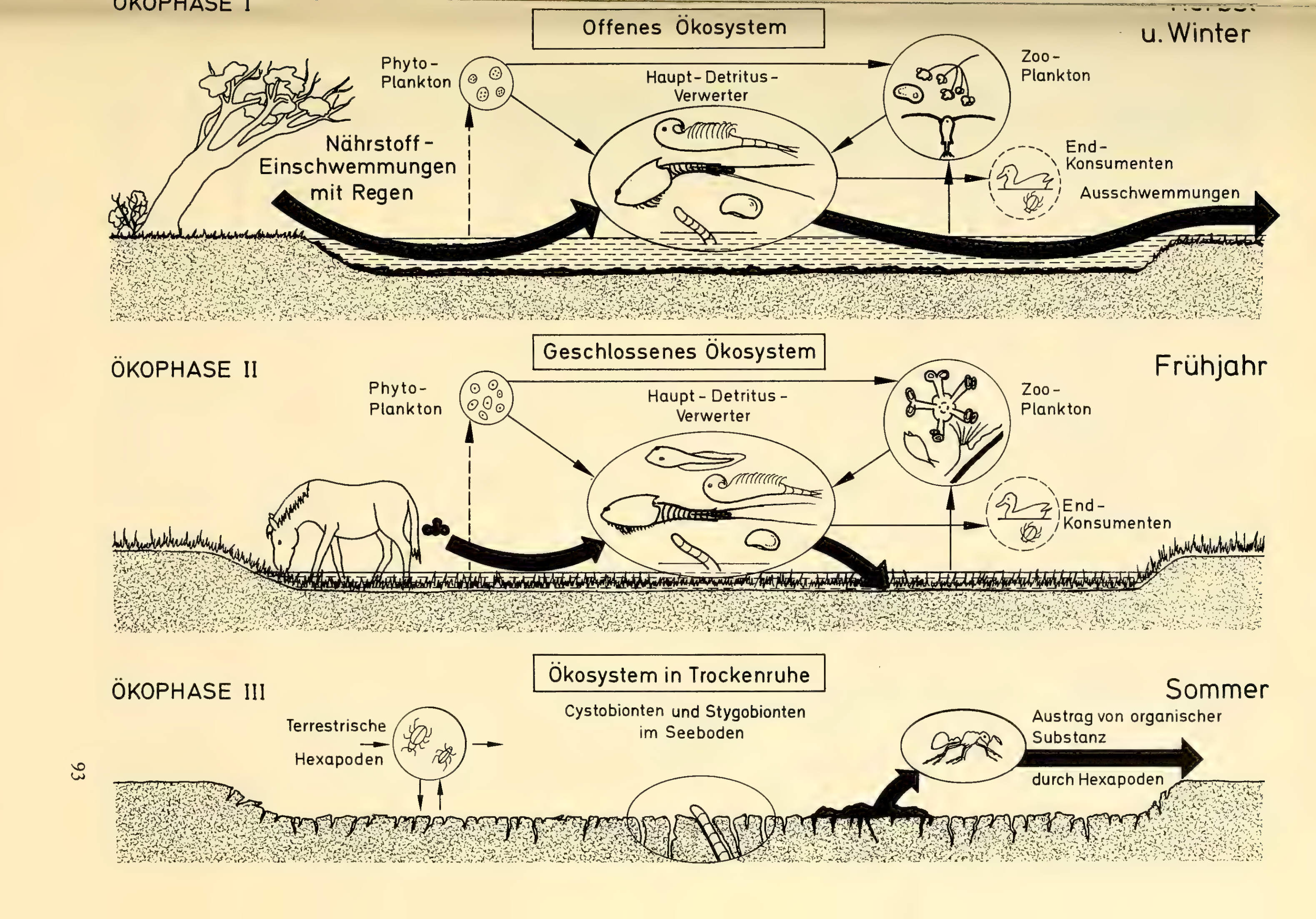
Aufgrund der günstigen Mineralisationsbedingungen des Biotops (Moor 1936) bleiben im Boden nur geringe Mengen organischer Substanz zurück, doch darf die Fähigkeit mit Aerenchym ausgestatteter Pflanzen (z. B. *Isoetes*), durch O_2-Transport in die Wurzeln den pH-Wert der Rhizosphäre abzusenken und damit die Phosphorverfügbarkeit zu erhöhen, nicht außer acht gelassen werden (Tessenow & Baynes 1978).

Die abiotischen Standortfaktoren dieser ephemeren, durch Geophyten stabilisierten Pflanzengesellschaft werden nach Moor (1936) sowie Chevassut & Quezel (1956) folgendermaßen charakterisiert: Die strenge Periodizität der extremen sommerlichen Austrocknung und spätherbstlich-winterlichen Überflutung bei einer maximalen Wasserhöhe von 0,5 m sowie die tonig-plastischen, stets kalkfreien Gleyböden mit geringer Luft- und großer Wasserkapazität bieten nur Pflanzenspezialisten eine kurze Entwicklungszeit.

Abb. 12: Ökophasen-Modell der temporären Süßwasserflachseen auf der „Giara di Gesturi". Dicke Pfeile zeigen Richtung und Bedeutung des Haupt-Stoff-Flusses im Ökosystem. Dünne Pfeile bezeichnen weitere Wechselbeziehungen in der Nahrungskette; der gestrichelte Pfeil verweist auf die nur mittelbare Abhängigkeit des Phytoplanktons vom Stoff-Fluß.

Haupt-Detritusverwerter (Organismen im ovalen Kreis): *Lepidurus apus* L., *Chirocephalus diaphanus* Prev., *Criodrilus lacuum* (Hoffm.), *Hyla arborea sarda* de Bett. und div. Ostracoden. In den Phytoplankton- und Zooplankton-Kreisen sind nur stellvertretend einige Organismen (einschl. Aufwuchs) eingezeichnet.

Der gestrichelte Kreis der Endkonsumenten soll deren relative Bedeutungslosigkeit andeuten.


ÖKOPHASE I
Offenes Ökosystem
u. Winter
Phyto-Plankton
Haupt-Detritus-Verwerter
Zoo-Plankton
Nährstoff-Einschwemmungen mit Regen
End-Konsumenten
Ausschwemmungen
ÖKOPHASE II
Geschlossenes Ökosystem
Frühjahr
Phyto-Plankton
Haupt-Detritus-Verwerter
Zoo-Plankton
End-Konsumenten
ÖKOPHASE III
Ökosystem in Trockenruhe
Sommer
Terrestrische Hexapoden
Cystobionten und Stygobionten im Seeboden
Austrag von organischer Substanz
durch Hexapoden

Endkonsumenten wie z. B. Wasservögel haben an der Biozönose des ,,Pauli Perdosu" verschwindend geringen Anteil (Abb. 12, gestrichelter Kreis), was sicher mit der landesüblichen starken Bejagung zusammenhängt. Immerhin konnte ein einziges Mal eine Stockente mit Jungen und eine rastende Limikolengruppe beobachtet werden. Regelmäßig zu finden waren lediglich eine geringe Populationsdichte räuberischer Wasserkäfer und wenige Individuen der ,,Wasserschlange" *Natrix maura* L., die vor allem mit beginnender Austrocknung der Seen einem zunehmenden Feinddruck durch Nebelkrähen unterlag, da ihr das seichter werdende Wasser immer weniger Schutz bot.

Ökophase III: Sommer

Im Gegensatz zu temporären Gewässern gemäßigter Breiten, die auch während der Trockenphase von Pflanzen besiedelt sind (MOOR 1937), vertrocknen im Sommer die Arten des mediterranen *Isoetion* Br.-Bl. und *Preslion* Br.-Bl., und die oberirdische, organische Substanz stirbt ab. Diese Pflanzenreste sowie Tiere, die ihre Metamorphose nicht rechtzeitig abschließen konnten (z. B. ein Teil der Kaulquappen und Dytisciden-Larven) und sich zusammen mit Ostracoden und anderen Kleinkrebsen in den letzten Wasserlachen in hoher Dichte ansammeln, werden unmittelbar nach deren Austrocknen von einer Vielzahl von Insekten (vor allem *Chlaenius-*, *Bembidion-*, Formiciden- und Saltatoria-Arten) verzehrt, bzw. vom Seeboden in den Uferbereich abtransportiert.

Dieses Entfernen der organischen Substanz sowie der Abschluß der Metamorphose der Amphibien und deren anschließendes Umsiedeln in terrestrische Biotope kommen einem starken Nährstoff-Austrag gleich und tragen wiederum zur Aufrechterhaltung des oligotrophen Charakters des Sees bei.

Während des Sommers hält sich somit auf dem vegetationslosen Seeboden und in den Spalten der Trockenrisse eine gänzlich von der Wasserfauna verschiedene Lebensgemeinschaft auf, die nur an feuchten Stellen (z. B. unter Steinen) oder nach gelegentlichen Regenfällen mit Stygobionten in Berührung kommt.

Doch sofort nach den ersten schweren herbstlichen Regenfällen beginnen die Samen der Therophyten in ungeheurer Zahl zu keimen, die Nauplien der Copepoden und Ostracoden sind bereits nach wenigen Stunden im Plankton zu erkennen (vgl. MORTON & BAYLY 1977), und der Jahreszyklus schließt sich mit dem Beginn der Ökophase I.

5.2 Zur Biologie von *Lepidurus apus* L.

Die Ergebnisse zur Biologie von *Lepidurus apus* L. weisen auf eine optimale Anpassung des Notostraken an den astatischen Charakter des von ihm bewohnten Lebensraums.

So wird das ausgeprägte Driftausgleichsverhalten erst verständlich durch die plötzlichen hohen Niederschläge, die bachartige Abflüsse schaffen und in Kaskaden über den Rand der Giara stürzen. Ein aus dem See verdriftetes Tier muß also unter allen Umständen versuchen in den See zurückzugelangen und zwar noch bevor im See der Wasserstand wieder auf das Niveau der Überlaufstelle abgesunken ist, da es sonst im trockenfallenden Bachbett umkommt.

Mehrere Vorteile kann das Anheften der Eier von *Lepidurus apus* L. an Wasserpflanzen haben:

– Tierverbreitung (die klebrigen Eier können an Wassertieren, z. B. Enten, hängenbleiben und in andere Gewässer transportiert werden)

– Windverbreitung (manche der Pflanzen, vor allem Characeen, bleiben noch lange nach dem Austrocknen der Seen als totes Skelett stehen, aus dem die starken Winde die Eier ausblasen können)

– Bessere Sauerstoffversorgung (die Eier sind schwerer als Wasser und würden in den Boden sinken)

– Schlupffürsorge (die zu Boden sinkenden Eier können im Sediment vergraben werden und der schlüpfende Nauplius könnte nicht oder nur schwer ins freie Wasser gelangen)

Hempel-Zawitkowska (1967) vermutet für *Triops cancriformis* Bosc., daß an der klebrigen Substanz anhaftendes Sediment eine weitere, zur ungestörten Entwicklung notwendige Schutzschicht um die Eier bilden müßte.

Bei *Lepidurus apus* L. führte wahrscheinlich ein Zusammenwirken mehrerer der oben aufgezeigten Vorteile zur Ausbildung dieses Eiablagemodus, denn einen ähnlichen „Ideenreichtum" beweist die Art auch durch die unterschiedliche Determinierung der Eier hinsichtlich ihrer Schlupfzeiten: Die zeitlich abgestuften Schlupftermine deuten auf eine besondere Anpassung an den unregelmäßig überfluteten Lebensraum hin, die es den Tieren ermöglicht, jeden Regenguß als Start für den Aufbau einer neuen Population auszunutzen, auch wenn zuvor schon eine oder mehrere Teilpopulationen aus Gründen der Unbeständigkeit des Biotops ihre Entwicklung nicht bis zur Geschlechtsreife vollenden konnten.

Dieses Ergebnis relativiert ferner die Resultate aus den Versuchen von Braswell (1967), der die optimalen Schlupfbedingungen für die Eier von *Lepidurus apus* L. im Labor untersuchte, ohne auf das Phänomen des schubweisen Massenschlüpfens zu stoßen. Auch können die Ergebnisse, die unter statischen Versuchsbedingungen gewonnen wurden, nicht auf die Freilandverhältnisse eines astatischen Gewässers übertragen werden.

Interessante Parallelen hinsichtlich der Biozönosen zeigen sich im Vergleich der natürlichen temporären Flachseen mit den von Menschen geschaffenen und bewirtschafteten künstlichen temporären Flachseen, wie z. B. Fischaufzuchtteichen (vgl. Bolender & Duhme 1979) oder Reisfeldern (Moroni 1961; Heckman 1974; 1979). So erreichen die phylogenetisch alten Gruppen der Notostraken, Anostraken und Conchostraken auch in diesen „künstlichen" Biotopen auffallend hohe Populationsdichten: In einem niederbayrischen Teichgut werden aus einem Karpfenjungbrut-Teich nach eigenen Beobachtungen jährlich etwa ebensoviele *Triops cancriformis* Bosc. abgefischt wie Jungkarpfen. Dieselbe Art konnten wir in den Reisfeldern Sardiniens nachweisen, wo sie mit Anostraken und Conchostraken vergesellschaftet lebt und mit diesen zusammen sehr hohe Populationsdichten von 50–100 Individuen/m^3 erreicht.

Diese Beobachtungen lassen Gesetzmäßigkeiten erkennen, die der Behauptung von Gelei et al. (1954), wonach die Zoozönose eines temporären Gewässers nie veralten könne, widersprechen, denn gerade deren Biozönosen fallen dadurch auf, daß sie zum Refugialbiotop phylogenetisch alter Arten geworden sind.

5.3 Ausblick

Die aus den Ergebnissen der Aquarienversuche abgeleitete mögliche Koevolution der beiden entwicklungsgeschichtlich alten Arten *Isoetes velata* A. Braun und *Lepidurus apus* L. ist nicht nur von rein wissenschaftlichem Interesse, sondern kann ferner Ansatzpunkte für die Ausnutzung von Interaktionen innerhalb der Biozönose temporärer Ge-

wässer zur Unkrautbekämpfung in Reisfeldern, wie sie bereits in Japan – ebenfalls mit Triopsiden – begonnen wurden (KATAYAMA et al. 1974; MATSUNAKA 1976; TAKAHASHI 1977), aufzeigen. Inwieweit gezielte Anwendung erprobter Organismen in den Reisökosystemen vor allem ärmerer Länder kostspielige und z. T. mit Umweltrisiken behaftete Chemikalien auch in Hinblick auf Nematoden-, Malaria-, Bilharziose- usw. Bekämpfung ersetzen kann, werden weitere Untersuchungen zeigen müssen.

Nicht zuletzt sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß die hohe Biomasse an aquatilen Organismen der Reisfelder bereits in vielen Ländern zur zusätzlichen Eiweißproduktion mittels Fischzucht ausgenützt wird (COCHE 1967).

Das Wissen um die Zusammenhänge in den Ökosystemen natürlicher temporärer Gewässer kann somit Hilfe sein für das Verständnis der ökologischen Wechselbeziehungen in von Menschen geschaffenen vergleichbaren Biotopen.

6. Zusammenfassung

Der Standort der temporären Süßwasserflachseen auf der Hochebene „Giara di Gesturi" in Sardinien (Italien) zeichnet sich durch montanes Mittelmeerklima und einen nährstoffarmen, tonig-wasserstauenden Basaltboden aus. Die Seen bleiben aufgrund der winterlichen Ausschwemmungen nach Regenfällen und durch den Austrag organischer Substanz während der Sommermonate durch Insekten oligotroph.

Die Phytozönose des Sees „Pauli Perdosu" entspricht der nordafrikanischen Assoziation *Isoetum adspersi* Br.-Bl. aus der Ordnung *Isoetetalia* Br.-Bl. und enthält seltene Arten wie z. B. *Eryngium corniculatum* Lam. und *Isoetes velata* A. Braun. Die Pflanzengesellschaft teilt sich in drei Teilgesellschaften: 1. Trockengesellschaft (mit *Eryngium barrelieri* Poiss. und *Myosotis sicula* Guss.); 2. Naßgesellschaft (mit *Baldellia ranunculoides* [L.] und *Ranunculus ololeucos* Lloyd.); 3. Amphibische Gesellschaft (mit *Isoetes velata* A. Braun, *Eliocharis acicularis* (L.) Roemer et Schultes und *Eryngium corniculatum* Lam.), die sich in ihrem zeitlichen und lokalen Optimum unterscheiden.

Erstmals für Sardinien wurde im „Pauli Perdosu" *Ranunculus ololeucos* Lloyd. nachgewiesen.

Die Zoozönose ist artenarm aber individuenreich und enthält seltene Arten (z. B. *Systylis hoffi* Bresslau, *Chirocephalus diaphanus* Prev., *Lepidurus apus* L. und Oligotrophiezeiger (z. B. *Agabus bipustulatus* L. und *Colymbetes fuscus* L.). Die Populationsdichten der Planktonorganismen nehmen bis zum Austrocknen des Sees stark zu, und es findet ein ständiger Wechsel dominanter Arten statt. Erstmals wurde ein Schwamm, *Ephydatia fluviatilis* (L.) (Porifera), in einem temporären Gewässer nachgewiesen.

Erstmals für Sardinien wurde *Acilius (Homoeolytrus) duvergeri* Gob. nachgewiesen.

Lepidurus apus L., die Charakterart des „Pauli Perdosu",
- zeigt ein ausgeprägtes Driftausgleichsverhalten.
- Die Weibchen kleben ihre Eier an Wasserpflanzen.
- Das Telson ist funktionsmorphologisch einer Antriebs- und Steuer-Flosse vergleichbar.
- Die Gesamtpopulation setzt sich aus mindestens drei verschiedenaltrigen Teilpopulationen zusammen, die aus schubweisem Massenschlüpfen hervorgehen.
- *Lepidurus apus* L. beeinflußt durch Fraß die Pflanzengesellschaft zugunsten von *Isoetes velata* A. Braun, was auf eine enge Koevolution der beiden entwicklungsgeschichtlich alten Arten hinweist.

Um den Erhalt der selten gewordenen Lebensgemeinschaften der natürlichen temporären Süßwasserflachseen zu sichern und um den Rest-Bestand der antiken Rasse der Giara-Pferde zu retten, sind die Bestrebungen zur Unterschutzstellung der „Giara di Gesturi" zu unterstützen.

7. Literatur

ARRIGONI, P. V. 1968: Fitoclimatologia della Sardegna. – Webbia **23**: 1–100

BARCLAY, M., 1966: An Ecological Study of a Temporary Pond near Auckland, New Zealand. – Aust. J. mar. Freshwat. Res. **17**: 239–258

BOLENDER, E. und F. DUHME 1979: Naturschutz und Teichwirtschaft im Donau-Isar-Hügelland. – Naturw. Zeitschr. Niederbayern **27**: 14–51

BRASWELL, A. L. 1967: Preincubation treatment required for hatching of *Lepidurus apus*. – Utah Ac. Proc. **44/1**: 344–352

BRAUER, A. 1961: Die Süßwasserfauna Deutschlands. – Heft 1–19, Verlag G. Fischer, Stuttgart

BRAUER, F. 1873: Die europäischen Arten der Gattung *Lepidurus* Leach., nebst einigen biologischen Bemerkungen über Phyllopoden. – Ver. Zool. bot. Gesell. Wien **23**: 193–200

— — 1891: Das organische Leben in periodischen Wassertümpeln. – Vortr. d. Ver. z. Verbr. naturw. Kenntn. Wien **31**: 227–262

BRAUN-BLANQUET, J. 1951: Les Groupements Végétaux de la France Méditerranéenne. – Montpellier, pp. 297

— — 1964: Pflanzensoziologie. – Wien, pp. 865

BRESSLAU, E. 1919: *Systylis hoffi* n. g. n. sp., eine neue Vorticellide. – Biol. Zentralblatt **39**, Leipzig

BRINKHURST, R. O. und B. G. M. JAMIESON 1971: Aquatic Oligochaeta of the World. – Univ. Toronto Press, Toronto

BROHMER, P., P. EHRMANN und G. ULMER 1937: Die Tierwelt Mitteleuropas. – Leipzig

BURMEISTER, E. G. und K. DETTNER (in Vorbereitung): Beitrag zur Schwimmkäferfauna Sardiniens.

CASSOLA, F. und F. TASSI, 1973: Proposta per un sistema di parchi e riserve naturali in Sardegna. – Boll. Soc. Sarda Sci. Nat. **13**: 1–83

CHAIGNEAU, J. 1959: Action de la dessication et de la température sur l'éclosion de l'oeuf de *Lepidurus apus* (Leach) (Crustacé, Phyllopode). – Bull. Soc. zool. Fr. **84**: 398–407

CHAMPEAU, A. 1970: Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires Provencales et Corses. – Thèse Univ. Provence, Marseille, pp. 360

CHEVASSUT, G. und P. QUEZEL 1956: Contribution à l'étude des groupements végétaux de mares temporaires à *Isoetes velata* et de dépressions humides à *Isoetes hystrix* en Afrique du Nord.

COCHE, A. G. 1967: Fish Culture in Rice Fields: A World-wide Synthesis. – Hydrobiologia **30**: 1–44

DADAY DE DEES, E. 1910: Monographie systematique des Phyllopodes Anostracés. – Ann. Sci. Natur. Zool. **9/11**: 91–492

FADDA, A. 1975/76: Caratteri faunistici della Giara di Gesturi. – Tesi di Laurea, Università degli studi di Cagliari, Istituto di Zoologia e Anatomia Comparata.

FIORI, A. 1923–29: Nuova flora analitica d'Italia. Firenze, Bd. **1/2**

FRANCISCOLO, M. E. 1979: Coleoptera. In: Fauna d'Italia, Vol. **XIV**, Edizioni Calderini, Bologna, pp. 804

GASCHOTT, O. 1928: Beobachtungen und Versuche an *Triops cancriformis* (Bosc.). – Zoologischer Anzeiger **75**: 261–280

GAUTHIER, H. 1928: Rech. s. l. faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. – Thèse sc. Paris, Lechevalier.

GELEI, J., J. MEGYERI, M. SZABODOS und L. VARGA 1954: Über die Lebensgemeinschaft einiger temporärer Tümpel auf einer Bergwiese im Börzönygebirge (Oberungarn). – Acta Biol. (Budapest) **5**: 227–382

HARTLAND-ROWE, R. 1966: The fauna and ecology of temporary pools in Western Canada. – Verh. Internat. Verein. Limnol. **16**: 577–584

HECKMAN, Ch. W. 1974: The Seasonal Succession of Species in a Rice Paddy in Vientiane, Laos. – Int. Revue ges. Hydrobiol. **59** (4): 489–507

— — 1979: Rice field ecology in Northeastern Thailand. The effect of wet and dry seasons on a cultivated aquatic ecosystem. – Monographiae Biologicae **34**, London, The Hague: pp. 234

HEITKAMP, U. 1978: Zur Autökologie von *Opistomum pallidum* O. Schmidt, 1848, einer Turbellarienart astatischer Kleingewässer. – Int. Revue ges. Hydrobiol. **63** (2): 247–260

HEJNY, S. 1957: Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten in den Niederungsgewässern der Tschechoslowakei. – Preslia, Praha, **29:** 349–368

HEMPEL-ZAWITKOWSKA, J., 1967: Natural history of Triops cancriformis (Bosc.). – Zoologica **17:** 173–239

HOTOVY, R. 1937: Zur Kopulation von *Triops cancriformis* (Bosc.). – Zool. Anzeiger **120:** 29–32

HUTCHINSON, G. E. 1937: A Contribution to the Limnology of Arid Regions. – Trans. Conn. Acad. Arts Sci. **33:** 47–132

IMAM, M. und J. KOSINOVA 1972: Studies on the weed flora of cultivated land in Egypt. 2. Weeds of rice fields. – Bot. Jahrb. Syst. **92** (1): 90–107

KAHL, A. 1935: Protozoa, in: Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands. – Jena, pp. 886

KATAYAMA, H., K. UEKI, M. SOGA und H. MATSUMOTO 1974: Studies on effect of tadpole shrimp on biological control of weeds in paddy field. 1. Field experiment on effect of *Triops granarius* (Lucas). – Weed Research, Japan **17:** 55–59 (in Japanese with English summary)

KENK, R. 1949: The animal life of temporary and permanent ponds in Southern Michigan. – Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich. **71:** pp. 71

KRAMER, H. 1964: Ökologische Untersuchungen an temporären Tümpeln des Bonner Kottenforstes. – Decheniana **117** (1/2): 53–132

LAURO, C. 1937: Studio geologico idrografico delle rocce vulcaniche post-mioceniche della Sardegna. Nota II: La Giara di Gesturi. – Period. Mineral. **8** (2), 125–143

LENZ, T. 1921: Schlammschichtung in Binnenseen. – Die Naturwissenschaften **9:** 3–33

LEPINEY, L. DE 1961: Recherches écologiques et biologiques sur le Crustacés de deux mares temporaires. – Trav. Inst. Sc. chérif. sér. Zool. **25:** 1–75

LÖFFLER, H. 1961: Limnologie der Steppenseen. – Verh. Internat. Verein. Limnol. **14:** 1136–1141

LONGHURST, A. R. 1955: A review of the Notostraca. – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.) **3** (1): 1–57

MANUNTA, G. und M. CANCEDDA 1974: I cavallini selvaggi della Giara. – Bollettino degli interessi sardi, Sassari **7/8:** 231–255

MARGARITORA, F. G. 1970: Contributo alla conoscenza dei Cladoceri delle acque temporanee della Sardegna. I: Chydoridae. – Riv. Idrobiol. **9:** 356–357

MARGARITORA, F. G., A. CHAMPEAU und O. FERRARA 1975: Contribution à l'étude de la faune des eaux stagnantes de Corse. Les Cladocères (Crustacés). – Rev. biol. écol. medit. **2** (3): 3–14

MATSUNAKA, S. 1976: Tadpole shrimp: a biological tool of weed control in transplanted rice fields. – Proc. 5th Asian-Pacific Weed Sci. Soc. Conf., Tokyo **1975:** 439–443

MAUCH, E. 1976: Leitformen der Saprobität für die biologische Gewässeranalyse. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **21** (1–5): pp. 797

MELIS, A. 1975/76: Aspetti floristici e vegetazionali dell' altopiano della Giara nel territorio di Tuili. – Tesi di Laurea, Università degli Studi di Cagliari, Istituto di Botanica

MONCHARMONT, U. 1948: Sulla presenza di *Ephydatia fluviatilis* L. (Spongillidae) nel Lago-stagno craterico di Astroni (Napoli). – Supp. Boll. Soc. Nat. Napoli **8:** 157–159

MOOR, M. W. 1936: Zur Soziologie der *Isoetetalia*. – Beitr. geobt. Landesaufn. Schweiz **20:** pp. 148

— — 1937: Ordnung *Isoetetalia* Br.-Bl. 1931 (Zwergbinsengesellschaften). – Prodromus der Pflanzengesellschaften **4:** 3–24

MOORE, W. G. 1970: Limnological studies of temporary ponds in Southeastern Lousiana. – SWest. Nat. **15** (1): 83–110

MORONI, A. 1961: L'Ecosistema di Risaia. – Ente Nazionale Risi, Milano, Seria continuata

MORTON, D. W. und J. A. E. BAYLY 1977: Studies on the ecology of some temporary freshwater pools in Victioria with special reference to Microcrustaceans. – Aust. J. Mar. Freshwater Res. **28:** 439–454

ODUM, E. P., G. BARRETT, R. PULLIAM, zit. in: ODUM, E. P. 1971: Fundamentals of Ecology, Philadelphia, Pa.

RIEDER, N. 1979: Seltene Krebse in zeitweiligen Gewässern Baden-Württembergs aus der Gruppe der Branchiopoda (Kiemenfußkrebse). Zugleich Versuch einer „Roten Liste". – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **49/50:** 397–405

RZOSKA, J. 1961: Observations on Tropical Rainpools and General Remarks on Temporary Waters. – Hydrobiologia **17** (4): 265–286

SANFILIPPO, E. 1975: La Giara – Biotopo di notevole interesse naturalistico e culturale, in Provincia di Cagliari. – Boll. Soc. Sarda Sci. Nat. **15:** 161–192

SCHACHTER, D. und A. CHAMPEAU 1969: Contribution à l'étude écologique de Corse. Les Copépodes des eaux stagnantes. – Vie et Milieu **20:** 41–56

SHANNON, C. und W. WEAVER 1963: The mathematical theory of communication. – Univ. Illinois Press, Urbana, pp. 117

SPANDL, H. 1926: Die Tierwelt vorübergehender Gewässer Mitteleuropas. – Arch. Hydrobiol. **16:** 74–132

STELLA, E. und F. G. MARGARITORA 1968: La fauna ad Entomostraci di acque astatiche del' Lazio: ricerche ecologiche e biologiche. – Rend. Acc. Naz. **18:** 1–59

STELLA, E., F. G. MARGARITORA und V. COTTARELLI 1967: Interessanti biocenosi ad Entomostraci in acque astatiche della Costa orientale sarda (Orosei). – Boll. Zool. **34:** pp. 175

— — 1972: La fauna ad Entomostraci di acque astatiche della Sardegna Nord Orientale. Ricerche biologiche ed ecologiche. – Rend. Acc. Naz. **22:** 3–50

STREBLE, H. und D. KRAUTER 1974: Das Leben im Wassertropfen. – Kosmos, Stuttgart, pp. 352

SUBLETTE, J. E. und M. S. SUBLETTE 1967: The Limnology of Playa Lakes on the Llano Estacado, New Mexico and Texas. – SWest. Nat. **12** (4): 369–406

TAKAHASHI, F. 1977a: *Triops* spp. (Notostraca: Triopsidae) for the biological control agents of weeds in rice paddies in Japan. – Entomophaga **22** (4): 351–357

TESSENOW, U. und Y. BAYNES 1978: Redoxchemische Einflüsse von *Isoetes lacustris* L. im Littoralsediment des Feldsees (Hochschwarzwald). – Arch. Hydrobiol. **82:** 20–48

TUTIN, T. G. 1964–76: Flora Europaea. – Cambridge, Bd. **1–4**

VOIGT, M. 1957: Rotatoria. – Berlin, Bd. **1/2**

WALTER, H. und H. LIETH 1967: Klimadiagramm – Weltatlas. – Jena

WORLD WILDLIFE FUND 1973: Speciale Sardegna. – Nr. 1, Vol. **5:** pp. 35

YARON, Z. 1964: Notes on the Ecology and Entomostracan Fauna of Temporary Rainpools in Israel. – Hydrobiologia **24:** 489–513

ZANGHERI, P. 1976: Flora italica. – Padua, Bd. **1/2**

Anschriften der Verfasser:
Dipl.-Biol. Josef Margraf,
Institut für Zoologie der Universität Stuttgart-Hohenheim,
7000 Stuttgart 70

Brigitte Maas, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit,
Dag-Hammarskjöld-Weg 1, 6236 Eschborn 1

Angenommen am 10. 7. 1981